SCIENCES SUP

Atlas

Prépas • Licence • CAPES

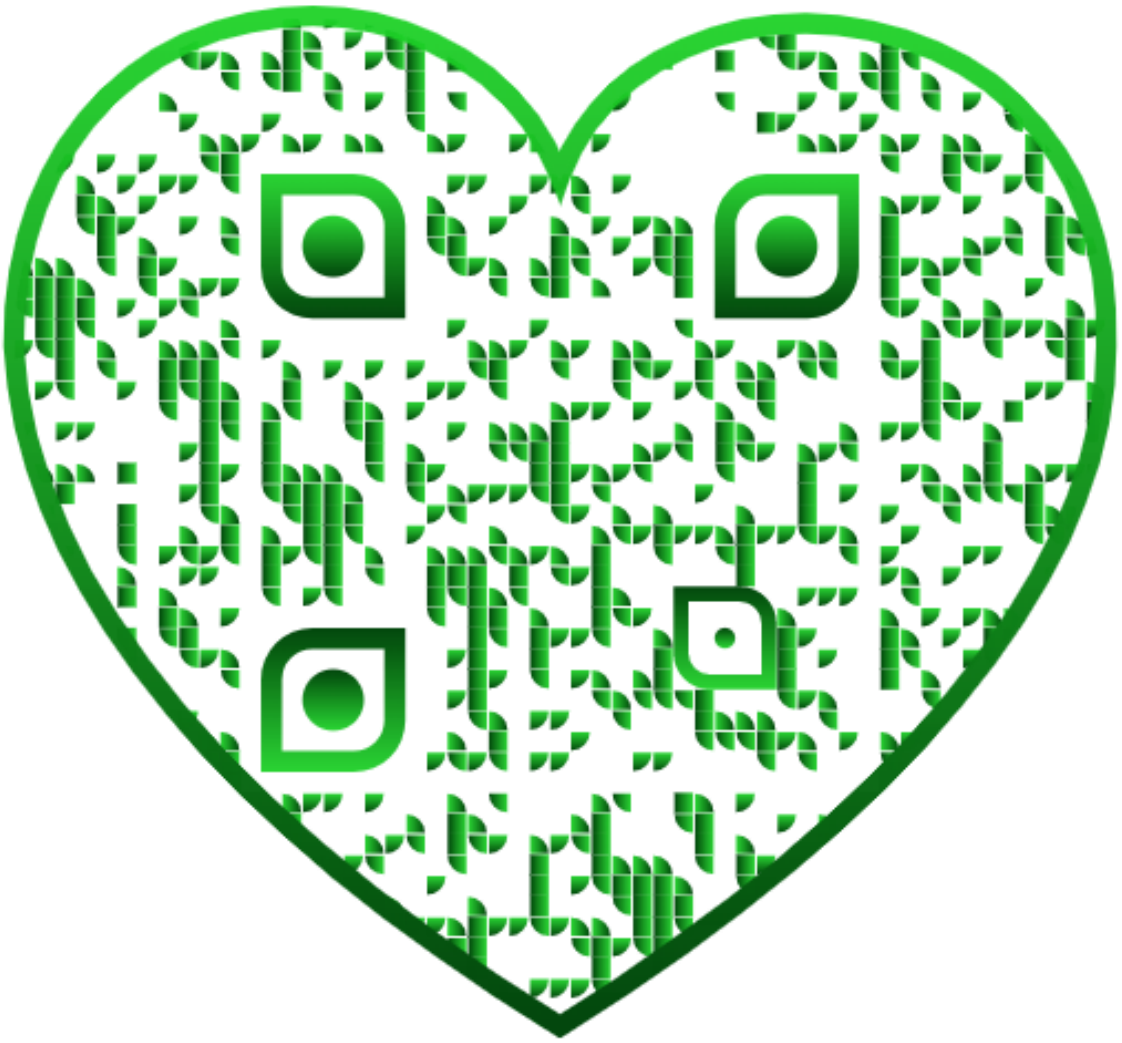
ATLAS BIOLOGIE VÉGÉTALE

2. Organisation des plantes à fleurs

9e édition

Jean-Claude Roland
Françoise Roland
Hayat El Maarouf-Bouteau
François Bouteau

DUNOD



BIOLOGIE VÉGÉTALE

2. Organisation des plantes à fleurs

Jean-Claude Roland
Ancien Professeur à l'université Pierre-et-Marie Curie (Paris 6)

Françoise Roland
Ancienne Maître de conférences à l'université Pierre-et-Marie Curie (Paris 6)

Hayat El Maarouf-Bouteau
Maître de conférences à l'université Pierre-et-Marie Curie (Paris 6)

François Bouteau
Maître de conférencesà l'université Paris Diderot (Paris 7)

9e édition

DUNOD

Vous pouvez consulter l'ensemble de notre catalogue sur le web :
http://www.dunod.com

Illustration de couverture : *Digital Vision*

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.
Le Code de la propriété intellectuelle du 1er juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée.
Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).

© Dunod, Paris, 2001, 2008
© Masson, 1977, 1997, pour les précédentes éditions
ISBN 978-2-10-053799-0

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).
Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

Sommaire

AVANT-PROPOS 4

1. APEX RACINAIRE ET RHIZOGÉNÈSE 6

2. DIFFÉRENCIATION DANS LA RACINE 14

3. POINT VÉGÉTATIF CAULINAIRE 26

4. DIFFÉRENCIATION DANS LA FEUILLE ET LA TIGE 36

5. TISSUS PRIMAIRES 40

6. ZONES GÉNÉRATRICES ET TISSUS SECONDAIRES 58

7. REPRODUCTION SEXUÉE : TENDANCES ÉVOLUTIVES 70

CAHIER COULEUR 72

8. MISE À FLEUR 76

9. ÉTAMINE ET POLLEN 86

10. CARPELLE ET OVULE 96

11. EMBRYOGENÈSE ET FORMATION DE LA GRAINE 102

12. FRUIT 110

13. DIVERSITÉ ET SOUS-ENSEMBLES 114

14. « FLEUR TYPIQUE » ET CAS LIMITES : UN BILAN 128

15. CONCLUSION : CYCLE ET DÉVELOPPEMENT 138

AMORCE BIBLIOGRAPHIQUE 142

INDEX 143

La fleur est le sexe de la plante, et c'est ce qui fait son charme, mais c'est un charme secret inconscient. Qui donc, respirant une fleur, la passant à sa boutonnière ou l'offrant à une jeune fille, a présent à l'esprit cette fonction cynique et inconvenante ? La plante exhibe ces organes génitaux comme ce qu'elle a de plus brillant et de plus parfumé, et de même il y a des pudibonds et des nudistes, les végétaux sont cryptogames ou phanérogames.
Michel Tournier, Petites proses.

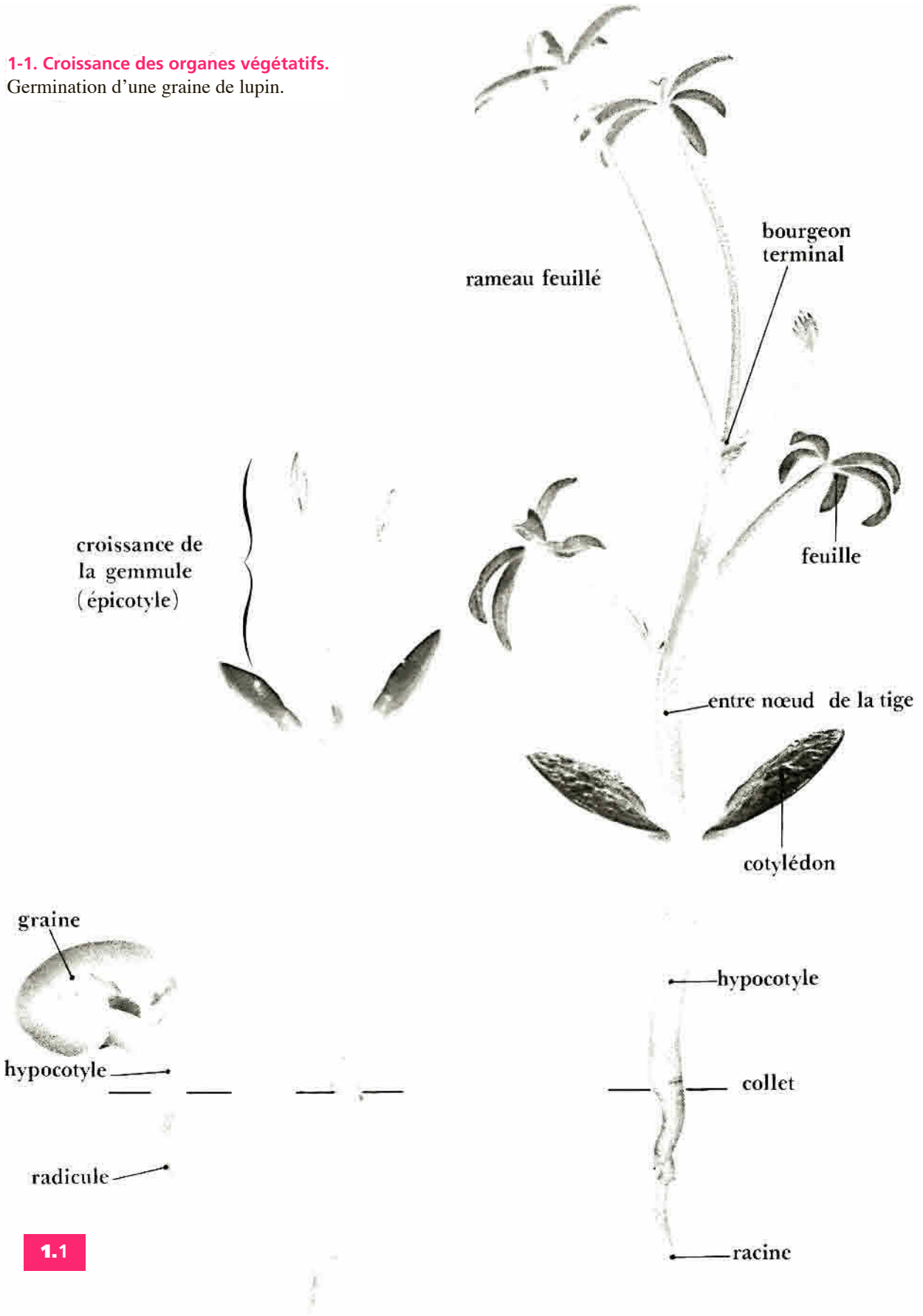
Avant-propos

Cet ouvrage complète deux Atlas publiés aux éditions Dunod : *l'Atlas de Biologie cellulaire* et *l'Atlas de Biologie végétale*, volume 1, consacré aux plantes sans fleurs, algues et champignons. Ce volume s'intéresse aux **plantes à fleurs** ou **Phanérogames** (de *phaneros :* apparent et *gamos :* union). Ce sont les végétaux les plus évolués qui constituent dans la nature actuelle la majeure partie des peuplements terrestres. La division du travail physiologique et la différenciation cellulaire y sont très marquées. La plante comporte plusieurs parties distinctes, ou organes, ayant chacun une structure et des fonctions propres. L'*appareil végétatif* est typiquement constitué de *racines*, *tiges* et *feuilles* ; les *organes reproducteurs* sont groupés en rameaux très modifiés, les *fleurs*, qui conduisent à la formation des graines (d'où le nom de **Spermaphytes,** de *sperma* : semence, également donné à cet ensemble).
Dans cette neuvième édition, un cahier de huit pages en couleur a été introduit afin d'apporter plus de précisions sur les diverses structures citées dans le texte. Les données ont été revues et précisées au vu des nouvelles données de classification.

Comme les autres Atlas, ce volume a le souci de présenter, de façon simple, une documentation associant les données classiques aux résultats obtenus au niveau ultra-structural. L'illustration photographique est complétée par un texte et des schémas synthétiques se situant au niveau des programmes de licence. Cet ouvrage sera également précieux pour la préparation aux concours de recrutement de l'enseignement du second degré (CAPES, Agrégation…).
Cette nouvelle édition est aussi l'occasion de rendre hommage à notre professeur et ami Jean-Claude Roland aujourd'hui disparu. Ces Atlas de Biologie Végétale pour lesquels il avait réuni une impressionnante documentation ont, comme il l'avait souhaité, déjà aidés de nombreuses générations d'étudiants et aussi de nombreux enseignants de biologie depuis plus de trente ans.

Hayat El-Maarouf-Bouteau et François Bouteau

1-1. Croissance des organes végétatifs.
Germination d'une graine de lupin.



1.1

1 Apex racinaire et rhizogénèse

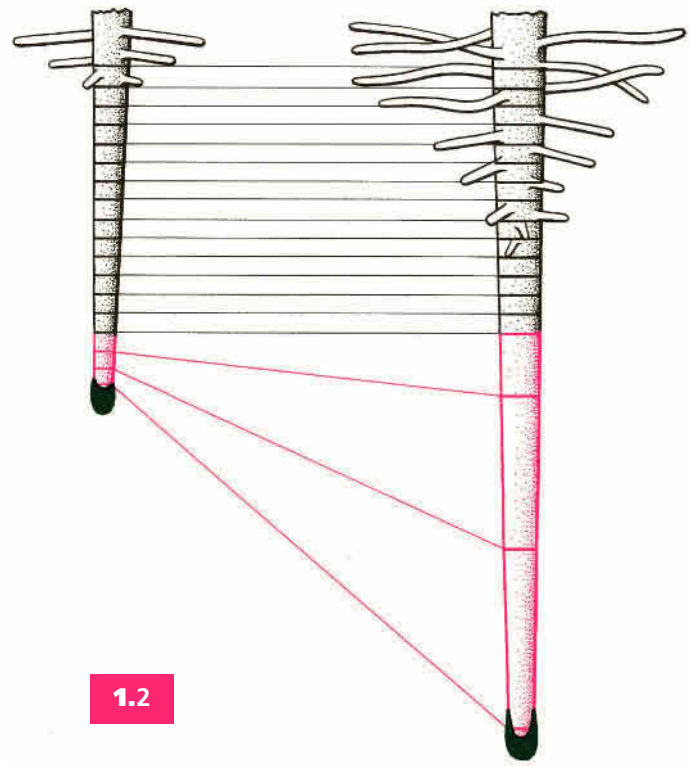
Les racines, dont l'ensemble constitue l'appareil racinaire, habituellement souterrain (géotropisme positif et phototropisme négatif), sont spécialisées dans l'**absorption** de l'eau et des sels minéraux du sol, la **fixation** de la plante au substrat et l'**accumulation de réserves**.

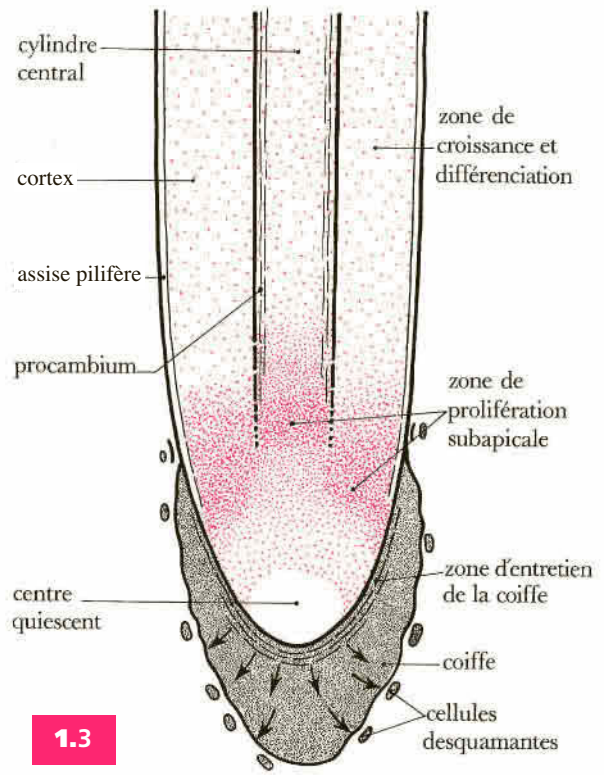
Une des caractéristiques de l'appareil racinaire est sa grande longueur. Cette extension, difficile à apprécier dans les conditions naturelles, est habituellement très supérieure à celle de la partie aérienne de la plante. Ainsi une germination de maïs peut produire en quelques semaines plus de 2 000 racines dont le total dépasse 50 mètres.

La racine traverse et établit des relations d'échanges avec un milieu très particulier, **le sol**, et elle montre par sa croissance, sa ramification, sa structure et son fonctionnement, de remarquables propriétés d'adaptation à cet environnement.

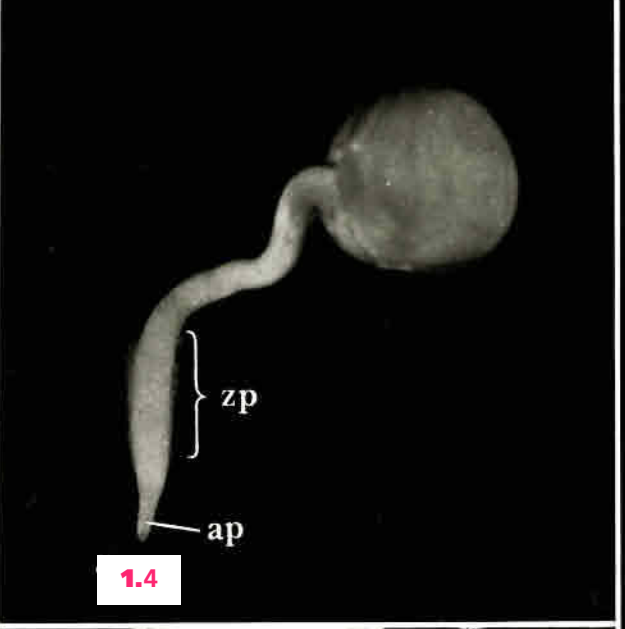
Si on trace sur une racine en croissance des traits équidistants à l'encre de Chine, on remarque, après quelques heures, que seules les marques situées vers l'extrémité s'écartent les unes des autres : **la croissance est donc strictement subterminale et c'est au niveau de l'apex qu'il faut rechercher les sites responsables de la rhizogenèse** (de *rhize* : racine).

Les observations purement anatomiques et statiques montrent une disposition de files cellulaires assez régulière à la pointe des racines, et une conception restée longtemps classique conduisait à penser que ces lignées étaient engendrées par les divisions de cellules privilégiées ou *cellules initiales* situées à l'extrémité de l'organe. Plusieurs



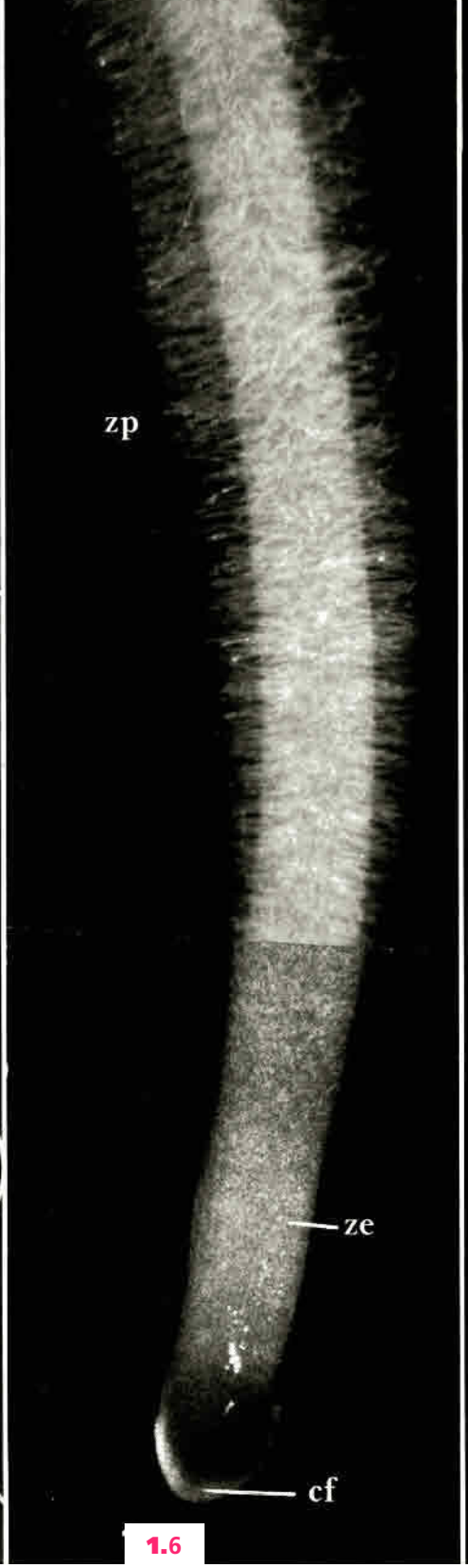


1-2 et 1-3. Méristème racinaire.
1-2. Localisation des sites de croissance.
1-3. Zonation de l'apex



1.4

1.5



1.6

1.7

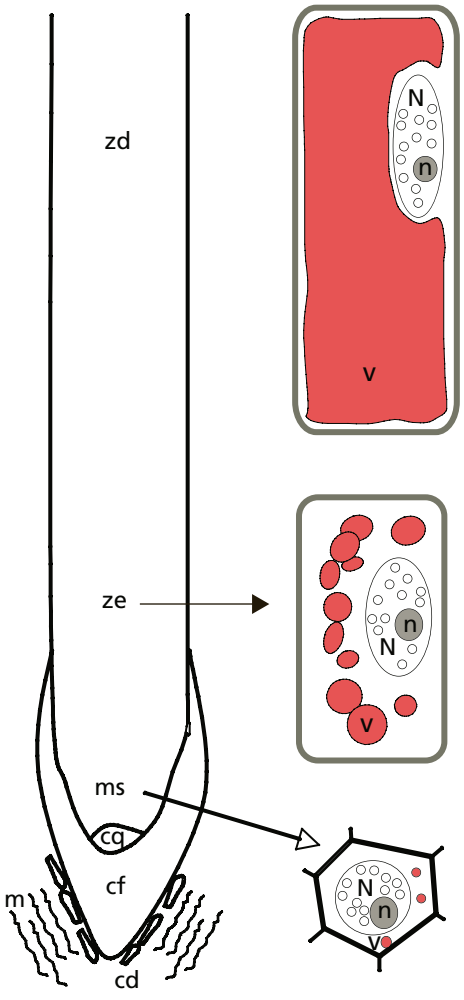
1-4 à 1-7. Jeunes racines.

1-4. Sortie de la radicule, germination de pois.

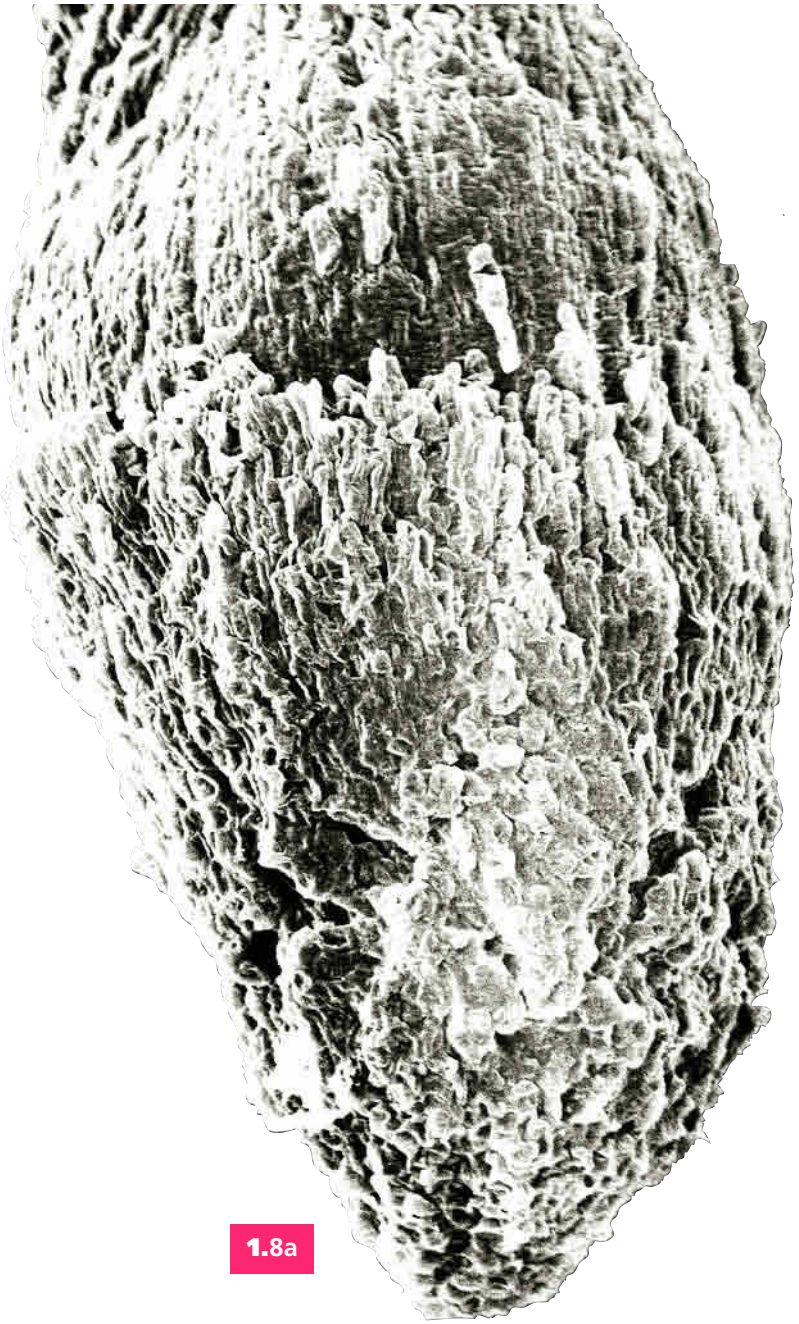
1-5. Faisceau de racines adventives né à la base d'un bulbe d'oignon.

1-6. Extrémité d'une racine de maïs montrant la formation de la zone pilifère **zp** et la zone d'élongation **ze.**

1-7. Sortie de racines latérales, soja. **ap,** apex ; **cf,** coiffe.



1.8b



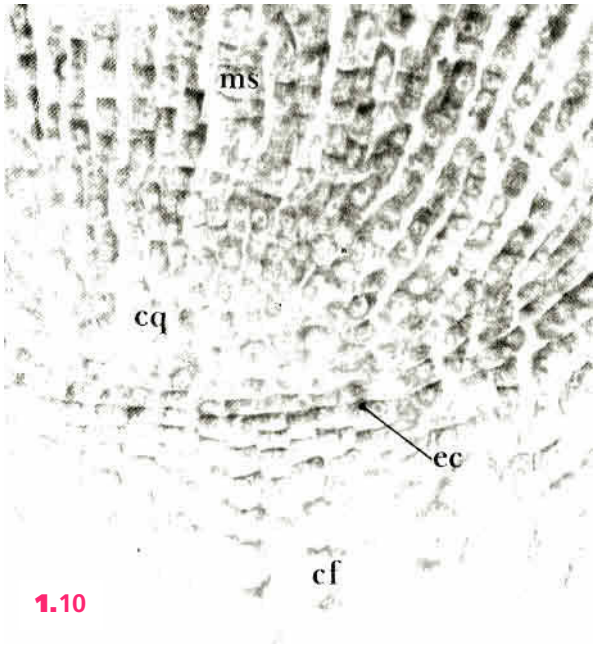
1.8a

1-8. Pointe de racine
a) Vue externe de l'apex. Racine de lentille (× 130).
b) Programme de différenciation cellulaire de l'apex :
– autolyse et desquamation superficielle de la coiffe. Production d'un mucilage qui modifie l'environnement (rhizosphère);
– cellule du méristème primaire aux potentialités organogènes (rapport nucléocytoplasmique # 1).
– vacuolisation dans la zone d'élongation. **cd**, cellules desquamantes ; **cf**, coiffe ; **cq**, centre quiescent ; **m**, mucilage ; **ms**, méristème subapical ; **N**, noyau, **n**, nucléole, **v** vacuole ; **zd**, zone différenciée ; **ze**, zone d'élongation.
1-9. Coupe longitudinale à la limite coiffe méristème. Coloration à l'hématoxyline (× 240). **cd**, cellules desquamantes ; **cf**, coiffe ; **cq**, centre quiescent ; **ms**, méristème subapical.

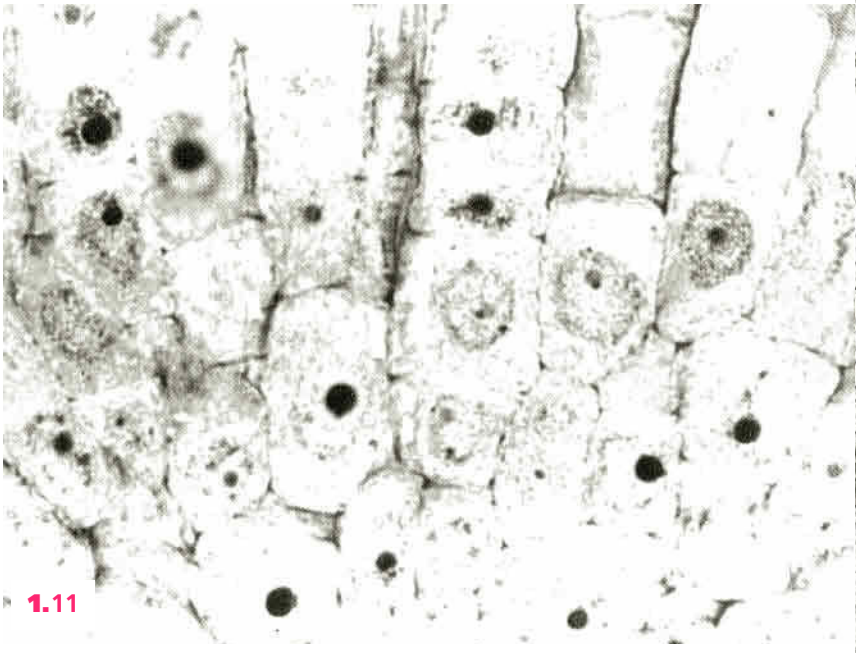
1.9

variantes ont été proposées ; le plus souvent, il était admis que trois séries d'initiales superposées se divisaient régulièrement pour produire la coiffe à l'extérieur, le cortex au milieu et le cylindre central vers l'intérieur. Les travaux modernes associant la cytochimie structurale et ultrastructurale, l'étude statistique de la fréquence des divisions, l'autoradiographie après incorporation de précurseurs d'ADN, d'ARN et de protéines, ont permis l'*analyse de l'activité des cellules en place* dans les différentes régions de la racine. Ils ont révélé une *zonation* très caractéristique de l'apex toute différente de celle qu'on imaginait. L'emplacement présumé des initiales est occupé, en fait, par des cellules relativement vacuolisées dont la teneur en ARN et l'activité de synthèse sont faibles. Elles se divisent peu ou pas de sorte qu'on leur a donné le nom de *centre quiescent*.

Les cellules les plus actives, celles qui se divisent abondamment constituent une zone de *prolifération subapicale* qui s'étend en arrière du centre quiescent sur 500 à 800 µ environ. Elles augmentent leur masse par des synthèses rapides et, lorsqu'un seuil est atteint, elles entrent en mitose qui produit deux éléments semblables à la cellule initiale (*reproduction conforme*). Ces cellules présentent des caractères cytologiques de cellules embryonnaires et sont aisément identifiables. Elles sont de petites dimensions (20 à 30 µ en moyenne) et leur noyau occupe tout le centre du volume cellulaire de sorte que le *rapport nucléoplasmique* est remarquablement élevé, égal ou supérieur à 1. La structure fine témoigne d'une activité élaboratrice intense, notamment les nucléoles sont énormes pendant l'interphase et le cytoplasme contient de nombreux ribosomes et polysomes (c'est la plus forte densité qui se rencontre dans la plante). Les mitochondries sont peu structurées et les plastes de petites dimensions contiennent peu de lamelles internes (proplastes). Le réticulum endoplasmique et les dictyosomes sont présents mais peu abondants. L'appareil vacuolaire est représenté par quelques petits tubules ou vésicules souvent difficiles à discerner. Ces cellules sont très pauvres en produits de réserve. Les parois, minces, sont traversées par des plasmodesmes répartis tout autour de la cellule. Le contour cellulaire est polygonal en section et les méats aérifères sont rares ou absents. L'ensemble de ces cellules constitue un **méristème primaire**. Leur cycle est rapide et lorsque la croissance est active, il se déroule entièrement en quelques heures (jusqu'à 2 cycles par jour).

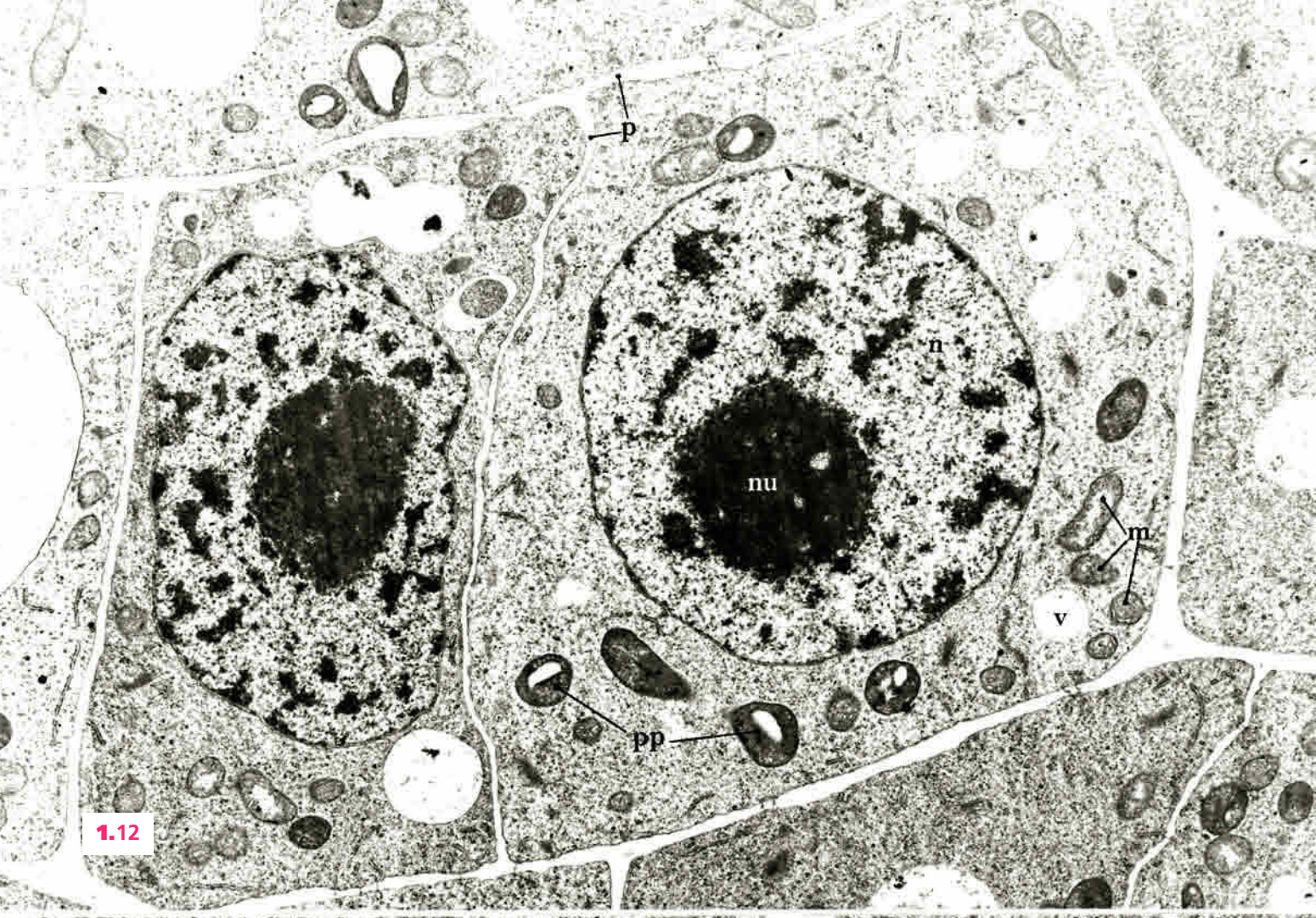


1.10

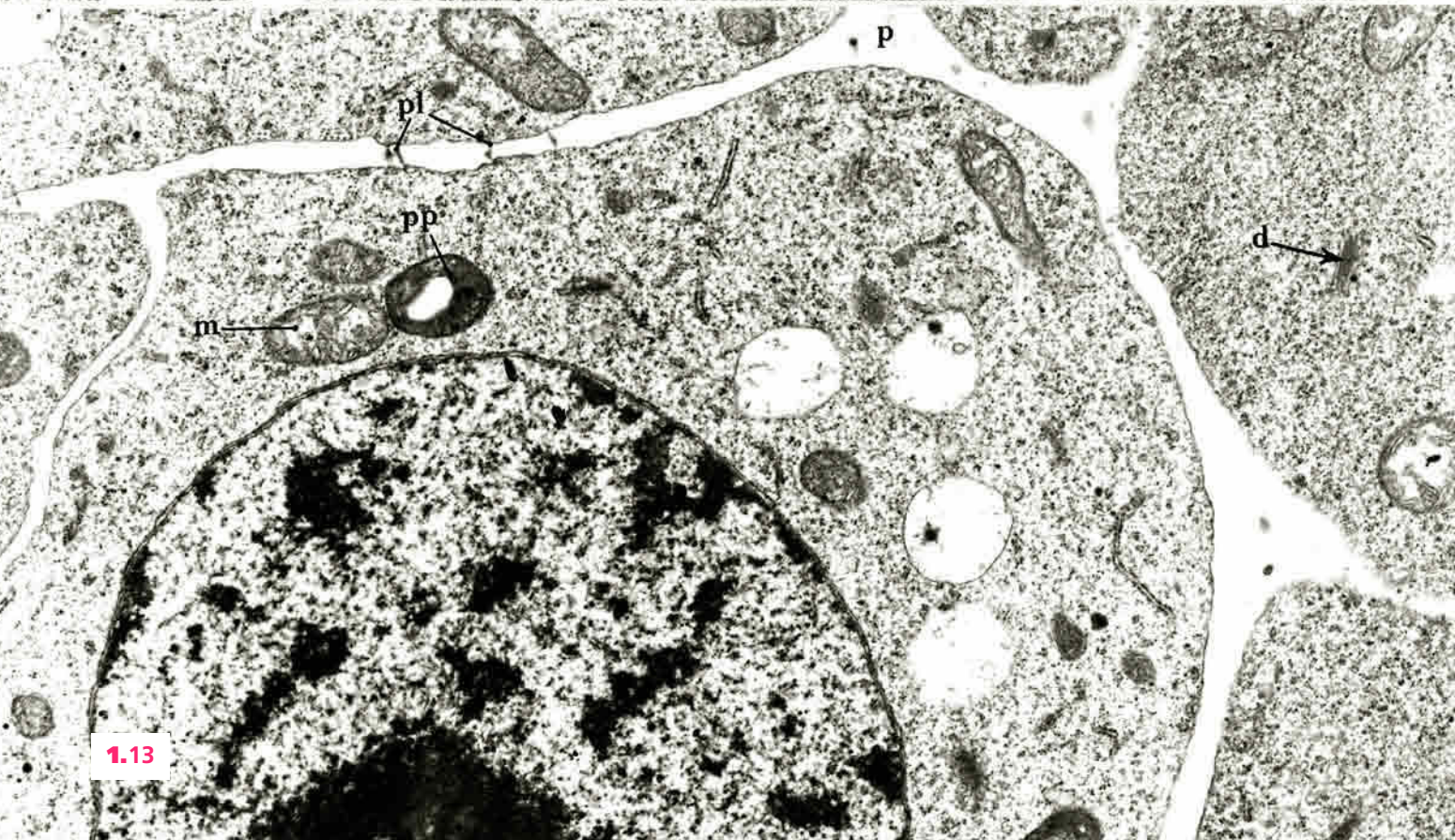

1.11

1-10 et 1-11. Centre quiescent. Maïs.
1-10. Coloration au vert de méthyle pyronine. Cellules faiblement pyroninophiles (pauvres en ARN, peu actives) **cf**, coiffe ; **cq**, centre quiescent ; **ec**, zone d'entretien de la coiffe ; **ms**, méristème subapical (× 240).
1-11. Coupe semi-fine (× 1 300). Vacuolisation marquée.

1-12 et 1-13. Cellules de la zone de prolifération subapicale. Pois.
d, dictyosome ; **m**, mitochondrie ; **n,** noyau ; **nu**, nucléole ; **p**, plasmodesme ; **pp**, proplaste ; **v**, vacuole (× 8 000 ; × 14 000).



1.12

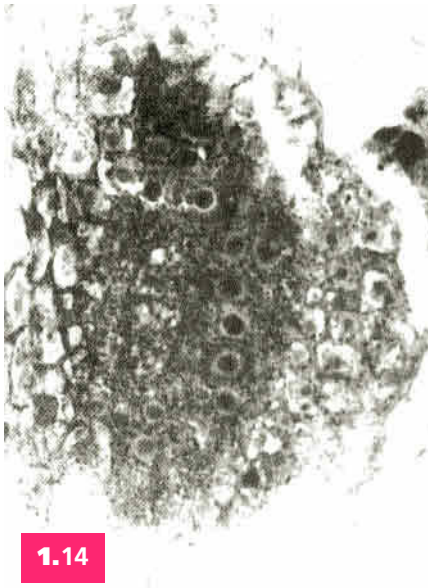


1.13

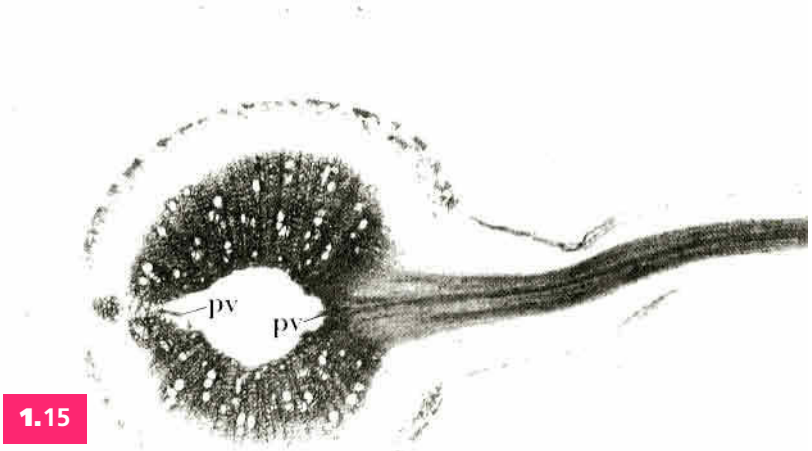
L'apex racinaire est limité par une assise régulière de cellules indifférenciées qui se divisent tangentiellement à la surface, l'**assise pilifère**. Tout à l'avant et à l'extérieur du centre quiescent, des cellules se distinguent par leur forme rectangulaire et leurs divisions périclines : c'est la *zone d'entretien de la coiffe*.

Les méristèmes racinaires passent par des phases d'activité et de repos plus ou moins prononcées dont les causes sont d'origine interne ou externe (influence de l'humidité, de l'aération, de la température). Construisant des *axes continus*, leur fonctionnement est simple, si on le compare à celui des points végétatifs caulinaires.

Le système se ramifie par formation de **racines latérales**. Ce phénomène intervient à distance de l'apex – de l'ordre de quelques centimètres – c'est-à-dire *après la différenciation* des tissus primaires. Des cellules appartenant à l'assise limitant le cylindre central (péricycle) prolifèrent. Elles édifient un massif de cellules aux caractères méristématiques primaires prononcés : c'est le *primordium d'une racine nouvelle*. Sa position est fixe par rapport aux pôles vasculaires et phloémiens. Il apparaît comme une hernie du cylindre central. Une poche digestive se forme devant lui par lyse et dissociation des cellules corticales. L'ébauche de racine qui émerge aura une structure et un fonctionnement identiques à celui de la racine qui lui a donné naissance. Leurs systèmes conducteurs se raccordent là où a été initié le primordium. L'origine des racines latérales est donc profonde, *endogène*.

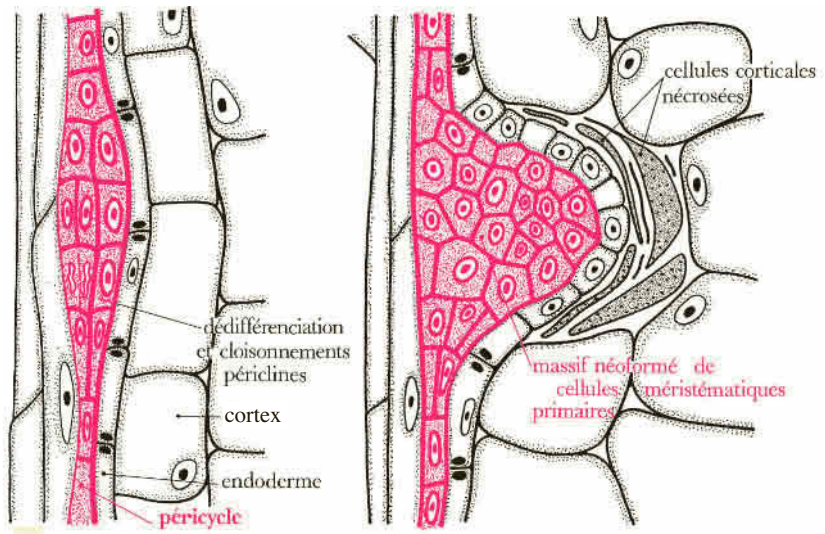


1.14

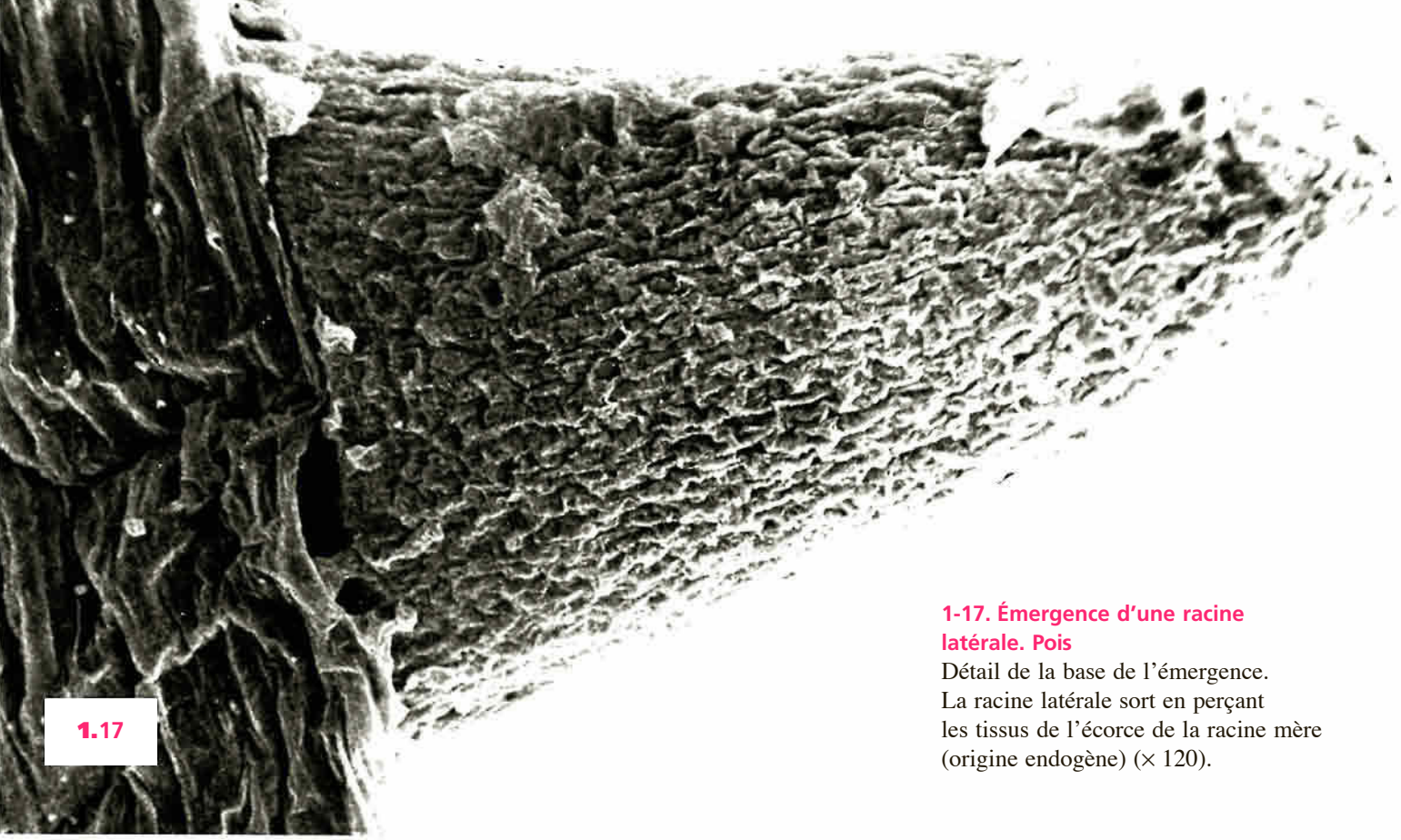


1.15

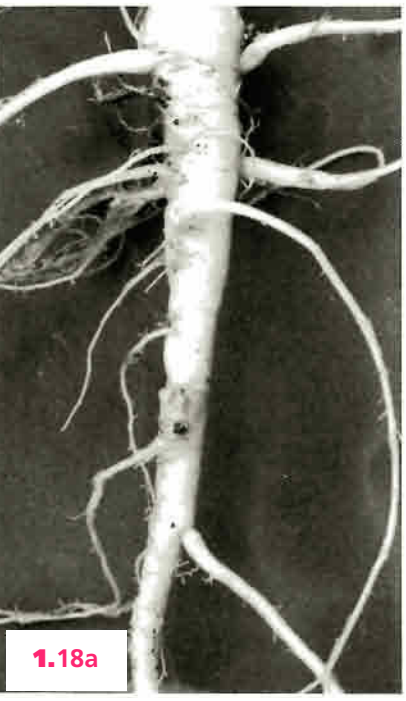
1-14 à 1-16. Ramification de l'appareil racinaire.
1-14. Formation d'un primordium de racine latérale (massif de cellules méristématiques primaires issues des cloisonnements du péricycle, × 600).
1.15. Raccord de la vascularisation d'une racine latérale avec celle de la racine mère. Noter sa situation face à un pôle vasculaire, **pv** (Lupin, × 60).
1-16. Cloisonnements du péricycle et initiation d'un primordium racinaire.



1.16



1-17. Émergence d'une racine latérale. Pois
Détail de la base de l'émergence. La racine latérale sort en perçant les tissus de l'écorce de la racine mère (origine endogène) (× 120).

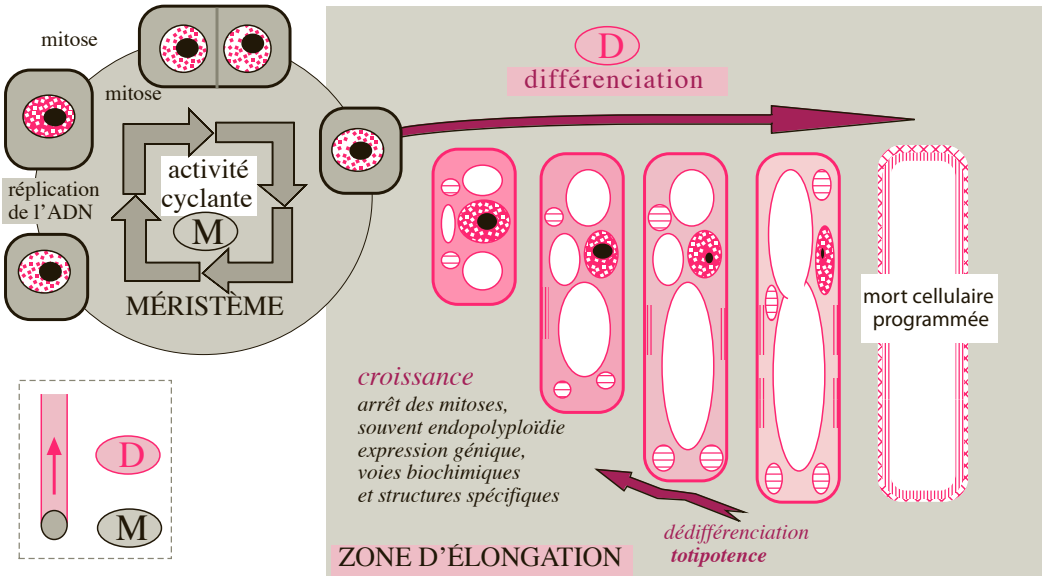


1-18. Appareils racinaires.
a) Racine principale formant un **pivot** et racines secondaires latérales (carotte sauvage).
b) Racines formant des **tubercules** chargés de réserves (ficaire).
c) Racines **adventives** développées à chaque nœud d'une tige souterraine (rhizome de muguet).
d) **Néoformation de racines adventives** à la base d'une tige coupée (**multiplication végétative ;** bouture de *Pelargonium* ou « géranium » des fleuristes).

2 Différenciation dans la racine

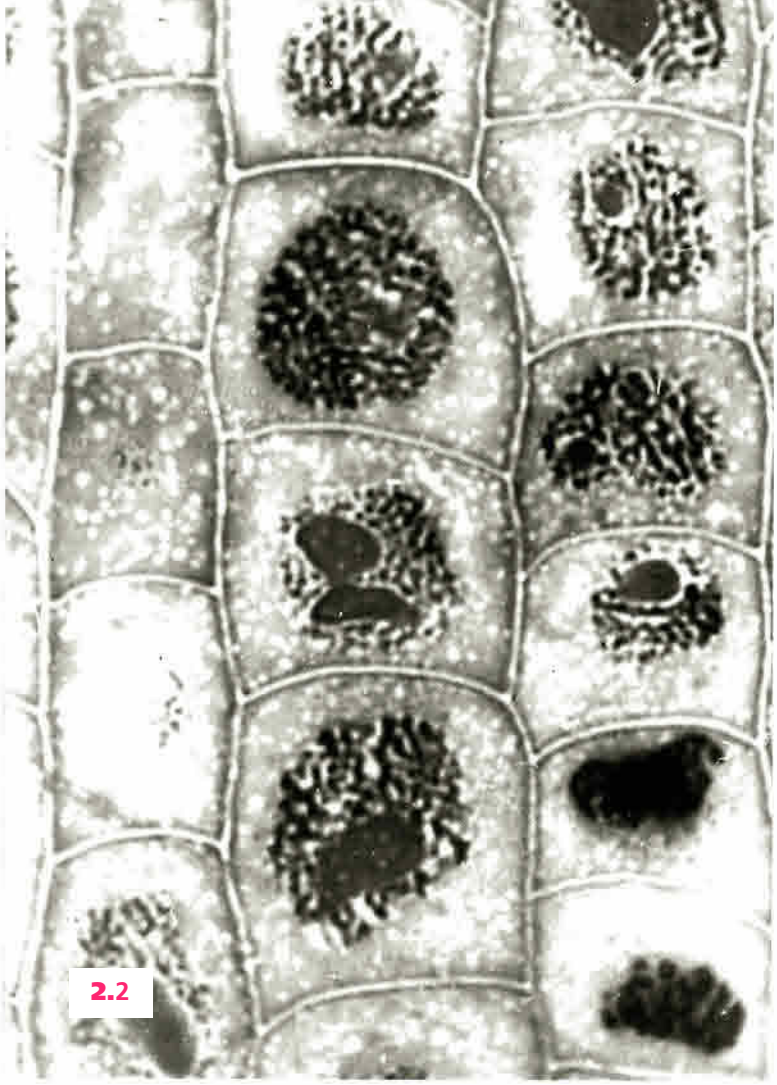
Les apex racinaires construisent donc un système d'axes qui s'immiscent entre les particules souterraines et qui ancrent la plante au sol. Lorsque la racine située dans le prolongement de la tige reste dominante, l'appareil racinaire est dit *pivotant* (soja, lupin). Si cet organe ralentit ou arrête son développement au profit des racines latérales, l'appareil devient *fasciculé* (maïs). L'extension est favorisée dans les régions bien aérées du sol, où l'humidité est optimale. Elle est aussi sous la dépendance de corrélations complexes (trophiques et hormonales) qui s'établissent entre l'appareil souterrain et aérien. Si la plante est, dans son ensemble, autotrophe grâce à la photosynthèse de ses parties aériennes éclairées, les racines plongent dans l'obscurité et sont dépourvues de chloroplastes. Il en résulte une *situation d'hétérotrophie*.

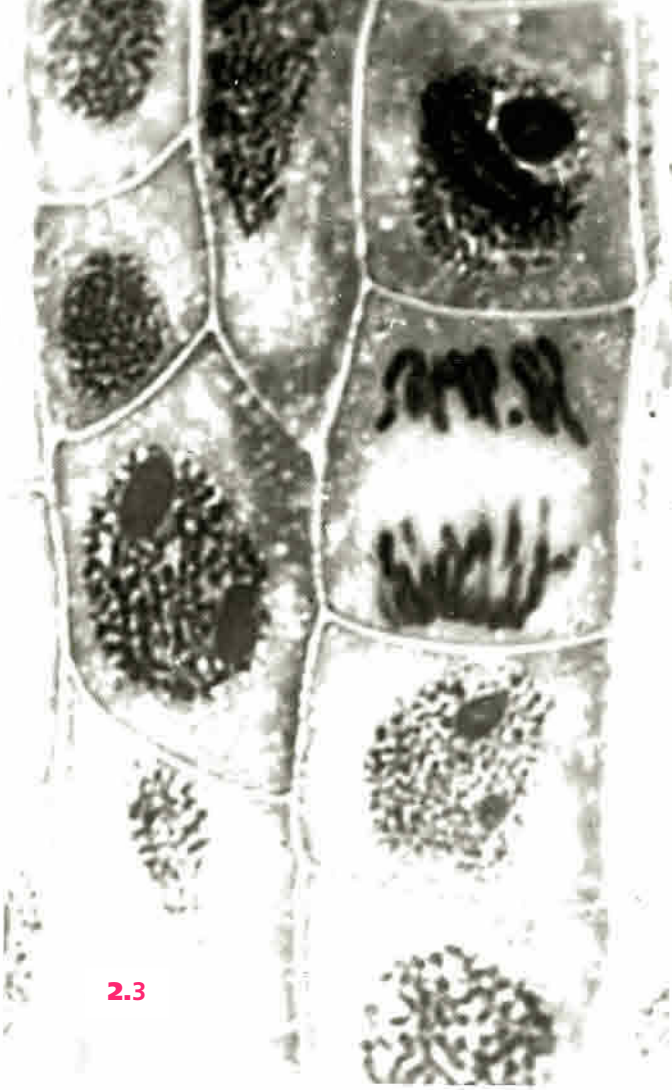
Dans le méristème, les cellules répliquent leur ADN et se divisent (mitose). Les gènes contrôlant l'activité cyclante ont été identifiés. Les méristèmes ne forment pas des masses cellulaires proliférant de façon anarchique mais au contraire constituent des ensembles dans lesquels les cloisonnements sont rigoureusement *orientés*. Ces derniers délimitent des lignées cellulaires topographiquement définies qui ne subissent pas exactement les mêmes influences ni les mêmes contacts. Les cellules qui se trouvent amenées, par le jeu de ces cloisonnements successifs, en marge du foyer méristématique, subissent de nouvelles influences et leur comportement change. En direction basifuge, les mitoses se raréfient, la taille cellulaire augmente et les organites se modifient. Une des transformations les plus apparentes qui marquent cette nouvelle orientation, concerne l'augmentation de l'appareil vacuolaire. Les petites vacuoles forment d'abord un très fin réseau qui s'hypertrophie jusqu'à occuper la majeure partie du volume cellulaire en repoussant latéralement le noyau et le cytoplasme qui ne forme plus, à mesure que la cellule grandit, qu'une pellicule périphérique de plus en plus mince. Souvent, la réplication se poursuit pendant un temps mais sans division (endopolyploïdie). La **différenciation cellulaire** résulte de l'expression de gènes restés jusque là silencieux. Ils codent pour des populations d'enzymes qui créent des voies biochimiques spécifiques. La structuration permet une répartition intercellulaire du travail physiologique. La différenciation s'achève avec la *mort cellulaire programmée*, plus ou moins rapide. Tant que

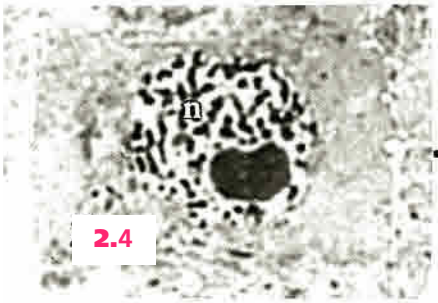


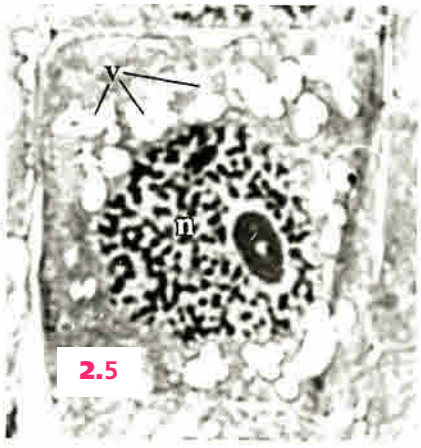
2.1

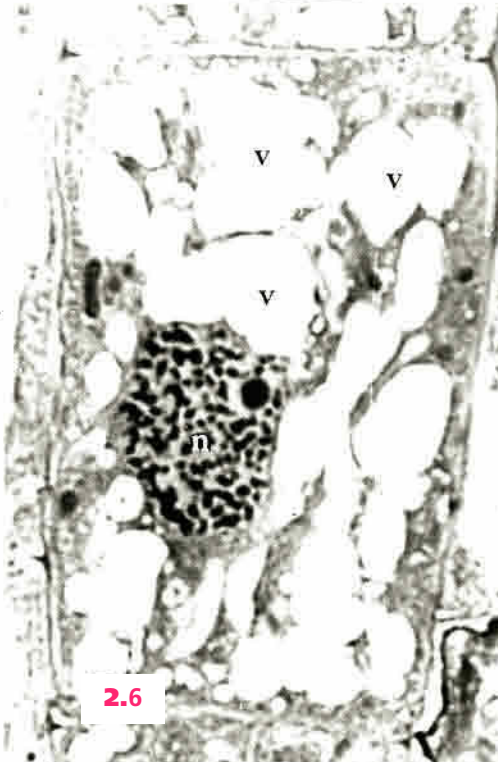
2-1. Alternative cellulaire : multiplication M (méristème) - croissance et différenciation D.











2-2 à 2-6. Cellules méristématiques et début de la détermination histogénétique. Racine de maïs.

2-2 et 2-3. Zone de prolifération sub-apicale. Les cellules se divisent activement et leur cycle complet se déroule en 12 à 24 heures.

2-4 et 2-5. Transformation à la base de la zone d'élongation. Augmentation de la taille cellulaire. Extension et confluence des vacuoles, **v.** Le volume nucléaire, **n,** évolue peu. Le nucléole diminue d'importance (× 2 000).

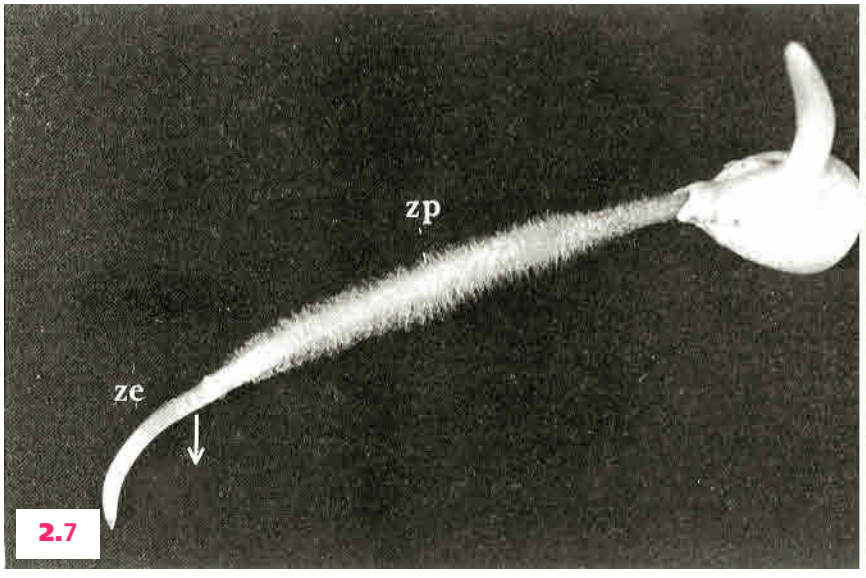
la cellule est nucléée, elle est capable de dédifférenciation naturelle ou provoquée expérimentalement ; elle peut reprogrammer sa spécialisation, voire régresser à l'état méristématique primaire et donner un nouvel organisme entier. On dit que les cellules végétales sont **totipotentes**.

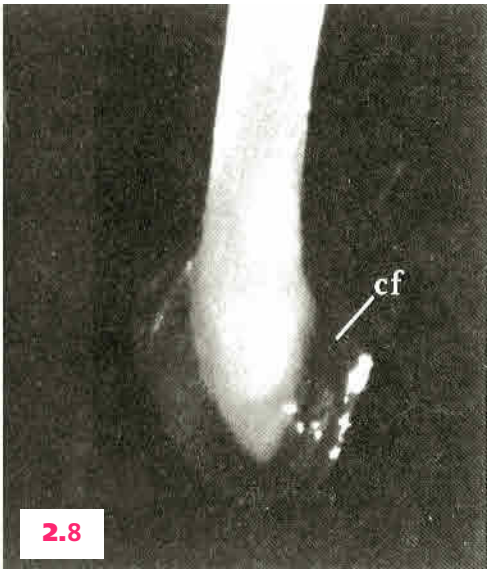
La différenciation correspond à l'apparition de synthèses nouvelles et à l'apparition de composés spécifiques (protéines), c'est-à-dire à un fonctionnement différent de leur génome. Ces transformations des cellules issues de l'apex mettent en place la **structure primaire de la racine**. Elle produit un nombre relativement limité de tissus associés de façon définie et simple. La relation qui existe entre structure et fonctions est particulièrement nette. On distingue :

a) La **coiffe** qui est une sorte de capuchon recouvrant l'extrémité de la racine. Elle est formée de grandes cellules qui se différencient en élaborant de gros **amyloplastes** et un **abondant mucilage extracellulaire**, puis se desquament dans le milieu et dégénèrent. En formant un écran entre les parties jeunes de la racine, la coiffe joue un rôle protecteur et favorise par son mucilage la pénétration de l'apex entre les particules du sol. En même temps, ce mucilage attire des micro-organismes (bactéries, champignons) qui s'en nourrissent et participent à la modification du milieu périracinaire (**rhizosphère**). Par ailleurs, la coiffe est le site de la **géoperception** ou **graviperception** (perception de la gravité orientant la croissance racinaire). En effet, si on « décoiffe » une racine, la croissance n'est pas inhibée mais il n'y a plus de réaction géotropique. Celle-ci est rétablie lorsque la coiffe est régénérée ou même si on replace une coiffe provenant d'une autre espèce. Si l'ablation est partielle, la courbure se fait du côté où les fragments de tissu sont maintenus, indiquant qu'ils exercent un *inhibition* relative sur la zone d'élongation.

Les amyloplastes volumineux présentent la caractéristique d'être entraînés par la pesanteur (force gravitationnelle, **g**) et de tomber à la base des cellules lorsque la position de la racine change. Soumis à une force centrifuge additionnelle, ils se déplacent obliquement et la racine croît selon la résultante entre **g** et la force appliquée. Placés en micropesanteur, par exemple en navette spatiale, la direction de croissance est anarchique. On est conduit à penser que ces organites agissent comme des **statolithes** (du latin *status* = action de se tenir, posture et *lithos* = pierre, par analogie avec les particules de l'oreille interne responsables de l'équilibre), les cellules de la coiffe seraient donc des **statocytes**.

Le mode de transmission du signal entre le site de géoperception et le site de réponse (zone de croissance) n'est pas connu ; le processus semble être déclenché par la pression des statolithes (amyloplastes) sur le réticulum endoplasmique et le plasmalemme basal.

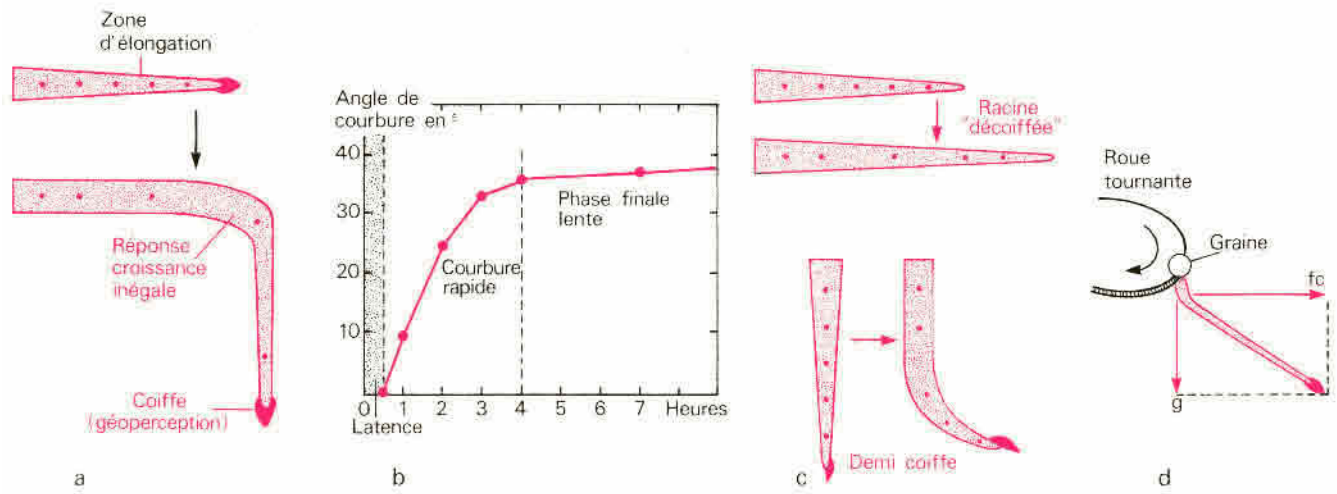




2-7 et 2-8. Coiffe : géotropisme et sécrétion de mucilage apical. Maïs.

2-7. Racine placée horizontalement. Géoréaction positive (flèche) manifestée par une courbure (inégalité de croissance) vers le sol de la zone d'élongation, **ze** ; **zp**, zone pilifère.

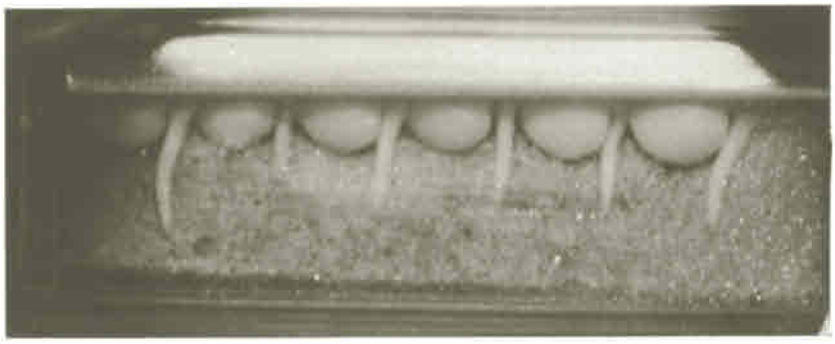
2-8. Manchon de mucilage gonflé par imbibition d'eau (contribution à la rhizosphère). **cf**, coiffe.



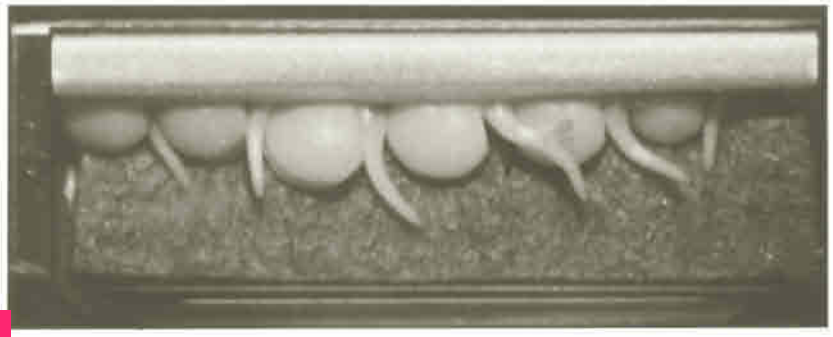
2-9. Perception de la pesanteur (force gravitationnelle, g) par la racine. Lentille.

Expériences classiques :

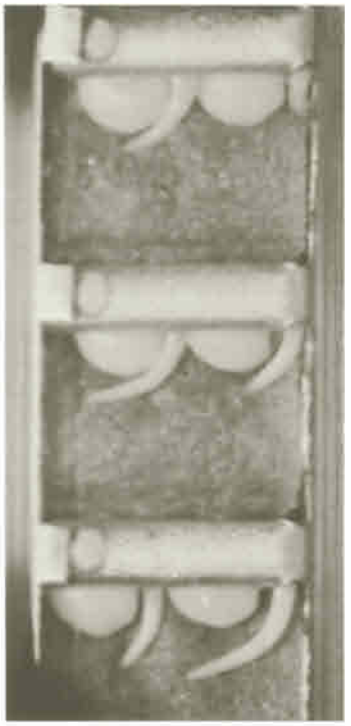
a) Réponse d'une racine placée horizontalement. b) Cinétique de la réponse, à 25° C. c) Réponse lorsque la coiffe est enlevée (la croissance n'est plus orientée) ou enlevée partiellement (inhibition de croissance côté coiffe maintenue). d) Application d'une force centrifuge (roue tournante) ; orientation selon la résultante de la force centrifuge, **fc,** et de la force gravitationnelle, **g.**



spacelab (équivalent **g**)



micropesanteur ***µg***

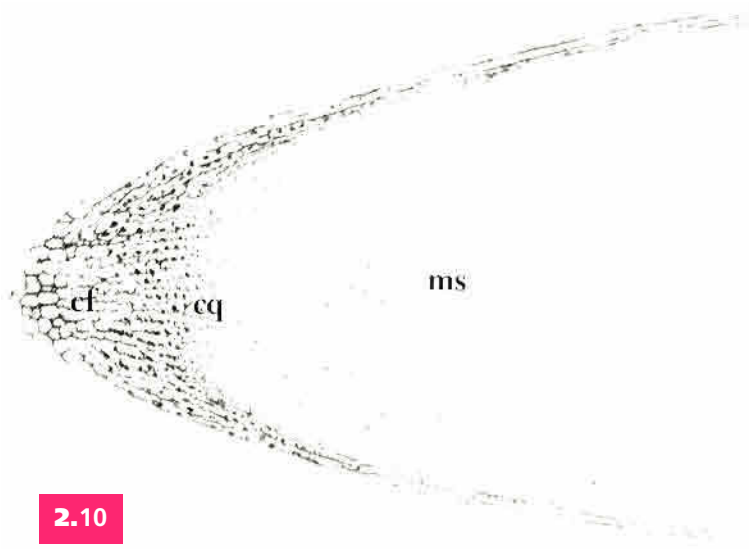


µg, puis force centrifuge

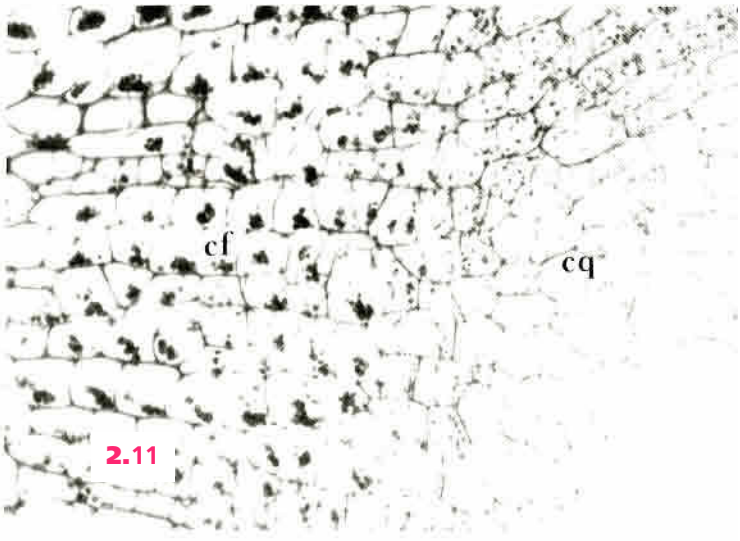
2.9

2-9. Perception de la pesanteur (suite).

Expériences en navette spatiale (Spacelab : laboratoire européen placé sur la navette Challenger) :
Soumises à une force équivalente à la gravité terrestre, **g,** les racines sont alignées et verticales. Laissées en micropesanteur, ***µg,*** la direction est perturbée et aléatoire. Soumises ensuite à une force centrifuge latérale, la croissance est à nouveau dirigée. (documents G. Perbal et D. Driss).



2.10



2.11

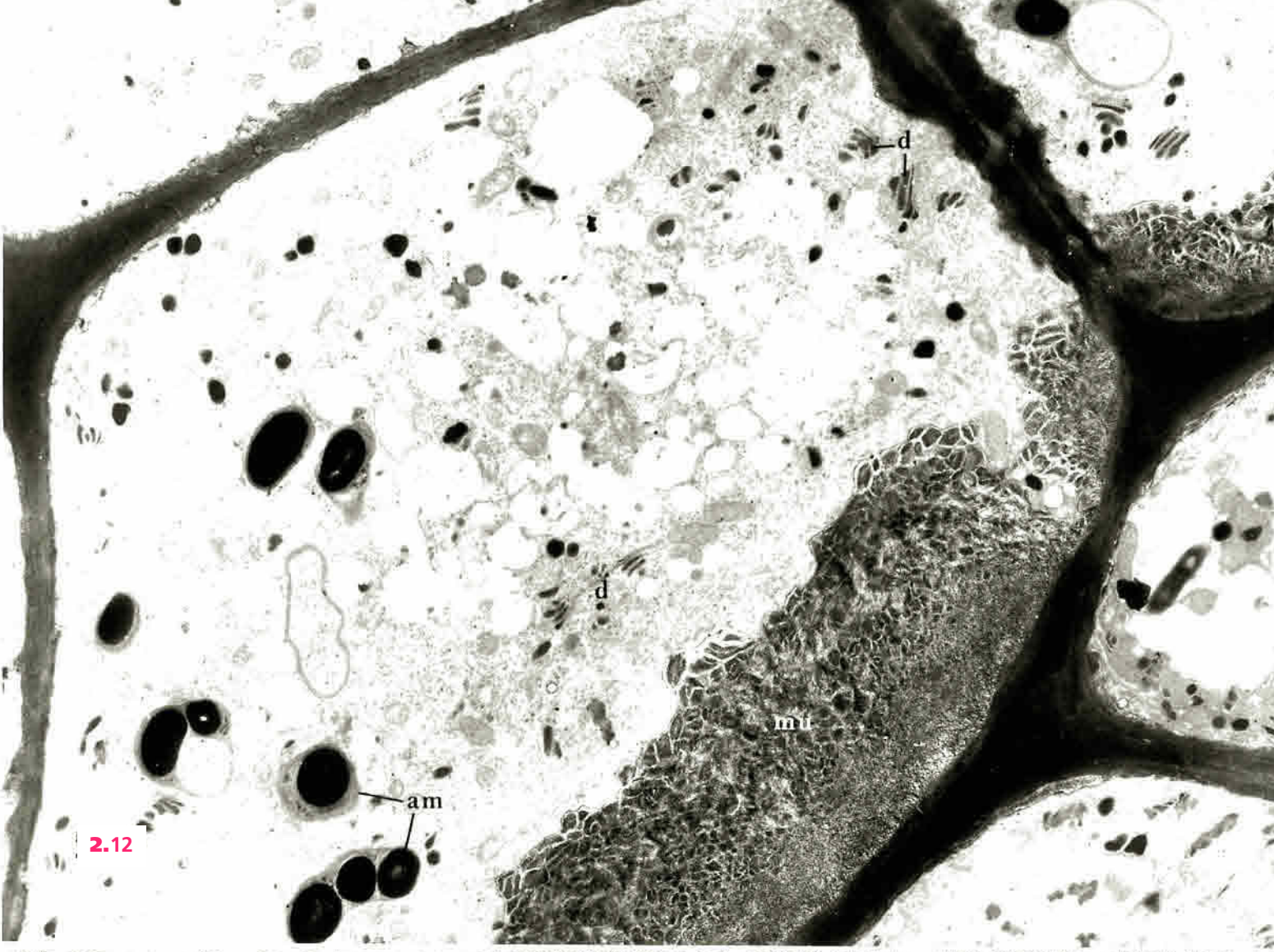
2-10 et 2-11. Mucilage et statolithes dans la coiffe. Racine de pois. Test des polysaccharides à l'acide périodique-Schiff.
2-10. Par rapport aux autres tissus de l'apex, la coiffe, **cf**, se distingue par son mucilage pariétal et par ses amyloplastes. **cq**, centre quiescent ; **ms**, méristème subapical (× 50). – **2-11.** Détail de la région amylifère. Dans cette racine placée horizontalement, les amyloplastes se sont déplacés et accumulés vers le côté basal des cellules (statolithes) (× 240).

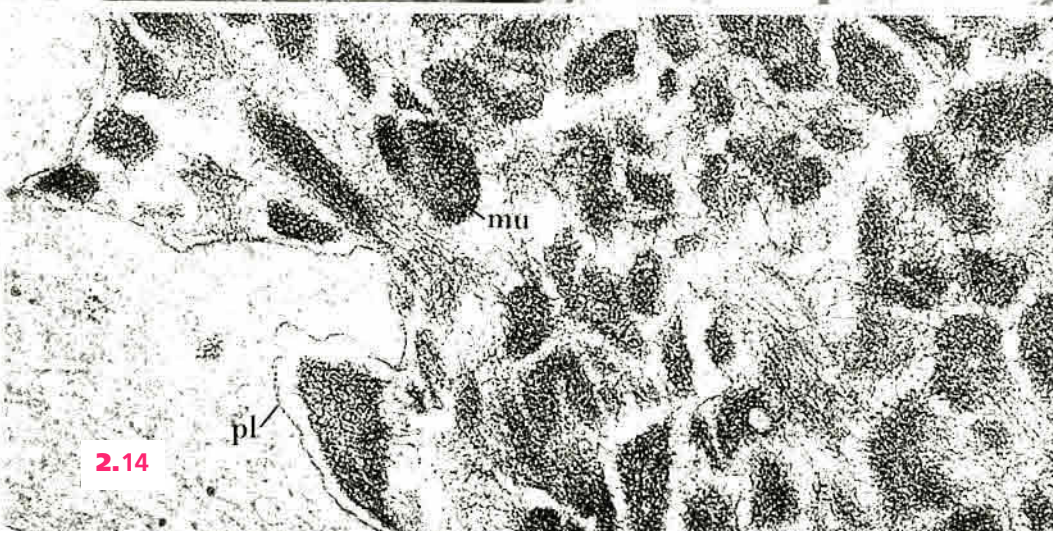
b) Le **rhizoderme** ou **assise pilifère**. Dans l'assise superficielle, homogène au début, se distinguent progressivement deux catégories de cellules : les unes s'hydratent et se vacuolisent (cellules de revêtement), les autres sont le siège de synthèses intenses d'acides nucléiques, ce sont des **trichoblastes**. Ils évolueront chacun en *poil absorbant* qui s'insinue entre les particules du sol qu'il moule étroitement.

Le nombre de poils absorbants – abondants surtout chez les plantes herbacées – peut dépasser le milliard (10 à 15 milliards pour un seigle par exemple). Ils développent une surface d'échange considérable entre l'organe et le sol. L'augmentation des zones de contact et du nombre des sites assurant l'absorption accroît d'autant les capacités d'absorption (diffusion, absorption-désorption à travers le périplasme et les espaces libres de la paroi puis échanges métaboliques à travers le plasmalemme, enfin transfert dans le cytoplasme). La zone pilifère forme un manchon de quelques centimètres de hauteur qui se détruit en direction basifuge. Elle est remplacée par les cellules sous-jacentes qui se sont subérifiées (*zone subéreuse*).

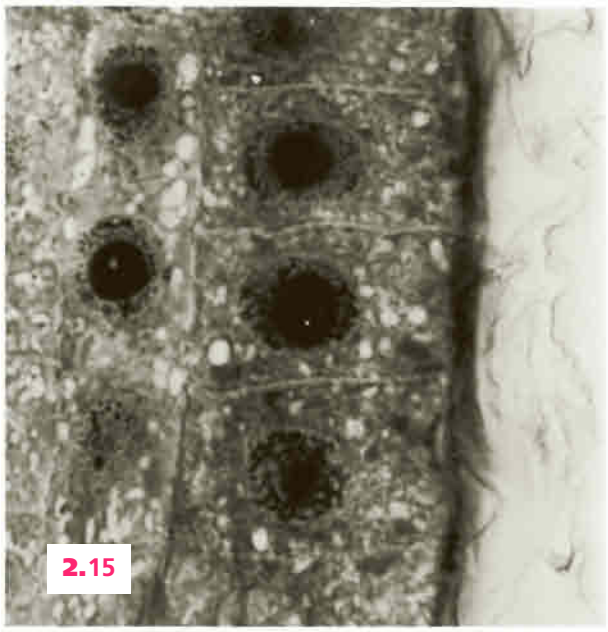
c) Un **parenchyme amylifère** à rôle de réserves et riche en méats. Il forme la majeure partie du **cortex**. Lorsqu'il est très développé, la racine constitue un **tubercule** spécialisé dans la mise en réserve de composés (amidon, saccharose, inuline) à partir des assimilats fournis par la partie aérienne en période de pleine végétation. Stockés pendant l'hiver, ces composés sont mobilisés au moment de la reprise de la croissance. La sève brute ou minérale puisée dans le sol traverse le cortex (migration horizontale) grâce à un gradient de succion qui existe entre les parties périphériques et internes de ce parenchyme.

d) Un **endoderme** constituant la limite interne de l'écorce. Les cellules endodermiques constituent une assise très jointive grâce à un cadre subérifié différencié dans leur paroi. À leur niveau le gradient de succion est interrompu et c'est par une *sécrétion active* que la sève est transmise au cylindre central. Cette sécrétion se fait sous une certaine pression à laquelle on attribue l'essentiel de l'origine de la *poussée radiculaire* qui contribuera à l'ascension de la sève dans le xylème.

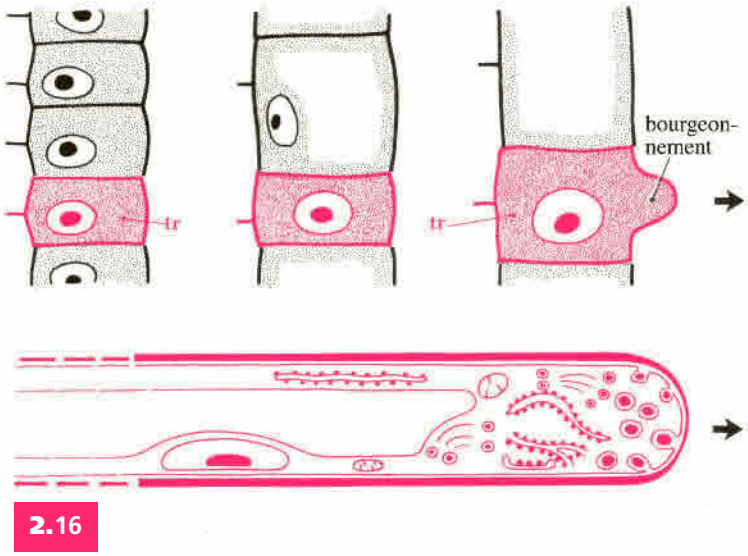




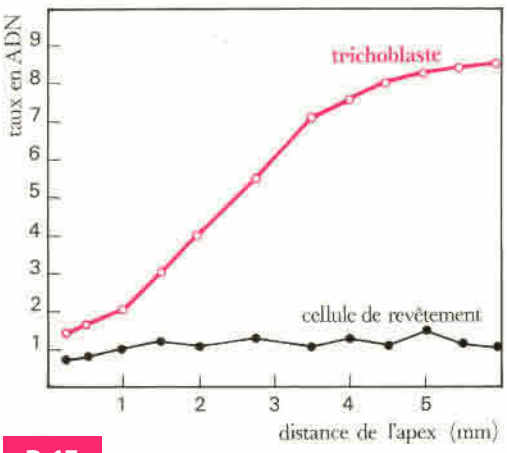
2-12 à 2-14. Sécrétions de mucilages dans la coiffe. Maïs (clichés M. Rougier). Test des polysaccharides.
2-12. Vue d'ensemble. **am,** amyloplastes ; **d,** dictyosomes très actifs ; **mu,** mucilage (× 6 000).
2-13. Détail d'un dictyosome et ses vésicules sécrétant le mucilage (× 39 000).
2-14. mu, mucilage rejeté hors du cytoplasme ; **pl,** plasmalemme (× 39 000).



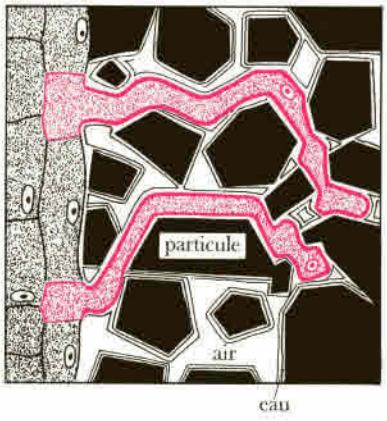
2.15



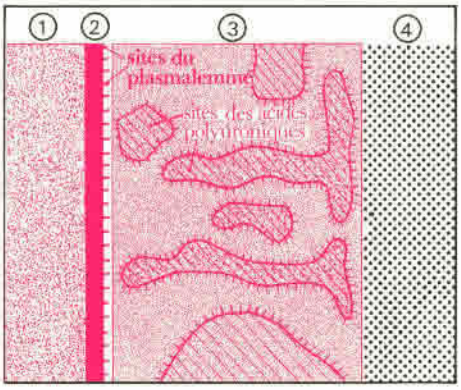
2.16



2.17



2.18



2.19

2-15 à 2-19. Différenciation des poils absorbants.

2-15. Coupe dans l'assise pilifère encore homogène. Apex de maïs (× 1 500).

2-16. Individualisation d'un trichoblaste *tr* (initiale d'un poil absorbant) et émergence croissant de façon polarisée.

2-17. Taux en ADN (en unités arbitraires) dans les trichoblastes et dans les cellules banales de revêtement.

2-18. Situation des poils absorbants entre les particules du sol.

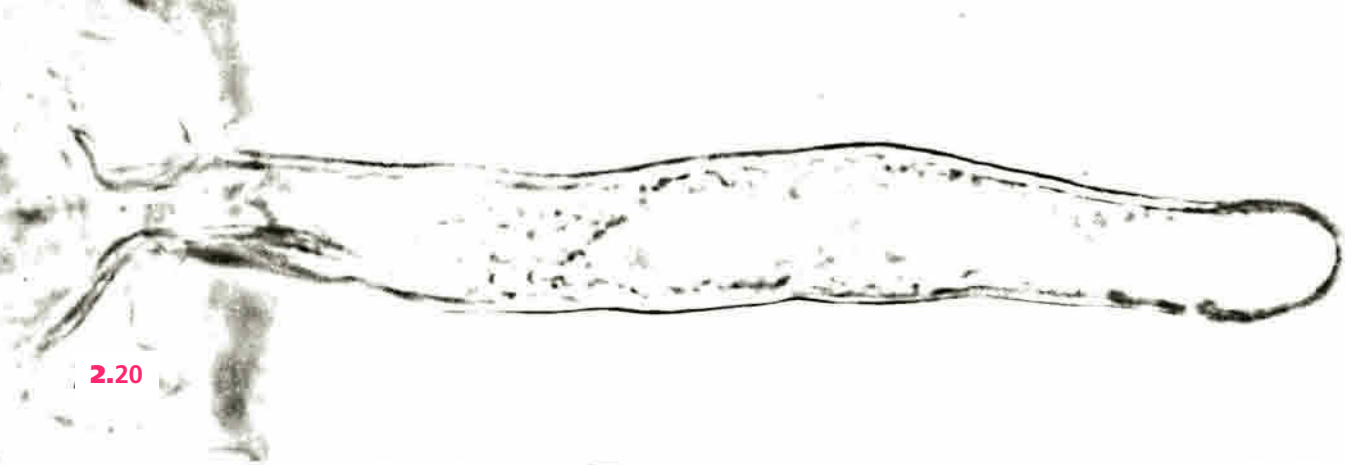
2-19. Interfaces entre la cellule absorbante et le sol. **1 :** cytoplasme ; **2 :** plasmalemme ; **3 :** paroi ; **4 :** extérieur.

2-20 à 2-22. Zone pilifère de racine.

2-20. Un poil absorbant en croissance (× 600). Maïs.

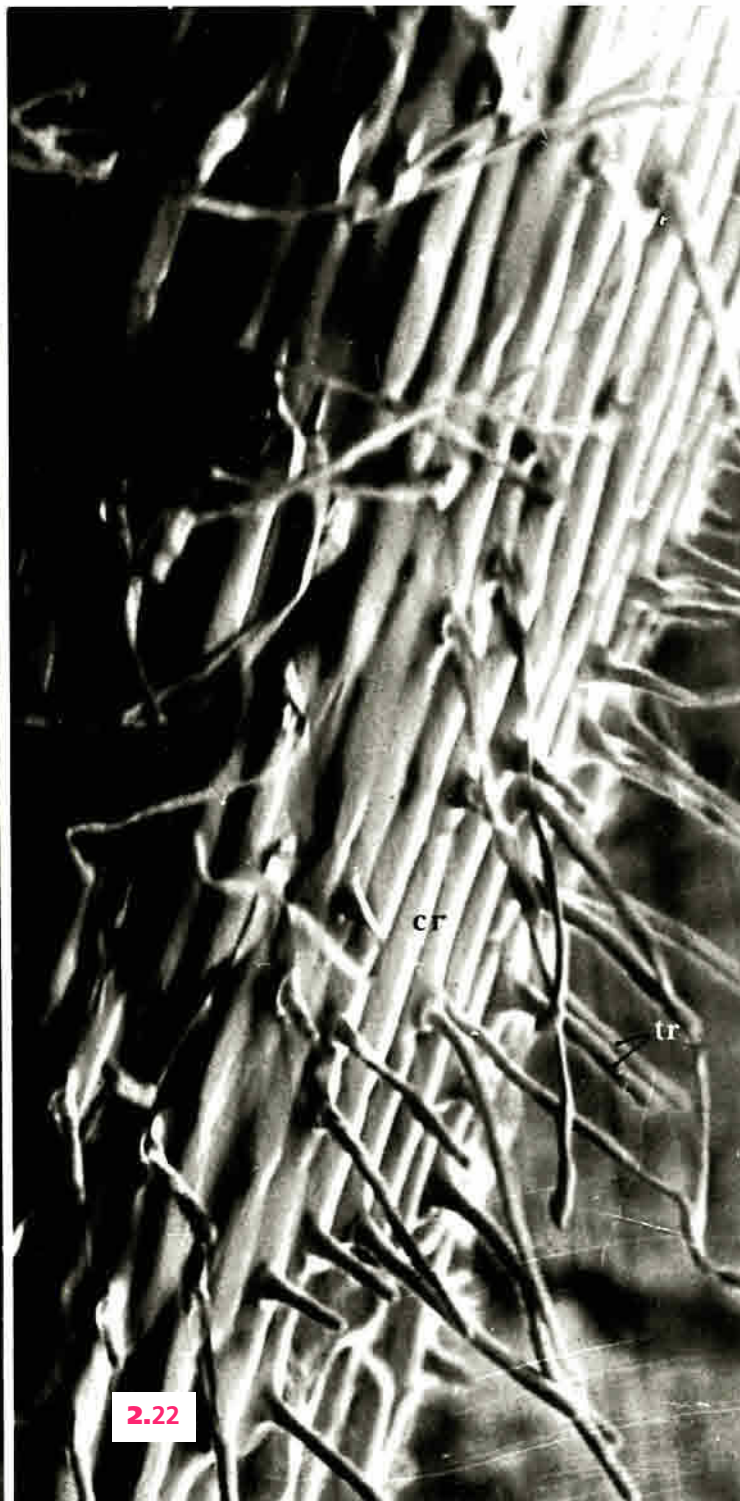
2-21. Emergences des poils absorbants (trichoblastes) (× 80). Blé. La zone d'élongation, **ze,** de la racine est visible vers le bas ; elle est glabre. La flèche indique la naissance des premiers poils dont la longueur s'accroît vers le haut.

2-22. Détail de la zone pilifère (× 180). Blé. **cr,** cellule de revêtement ; **tr,** trichoblaste. (21 et 22 : clichés M. Rougier).



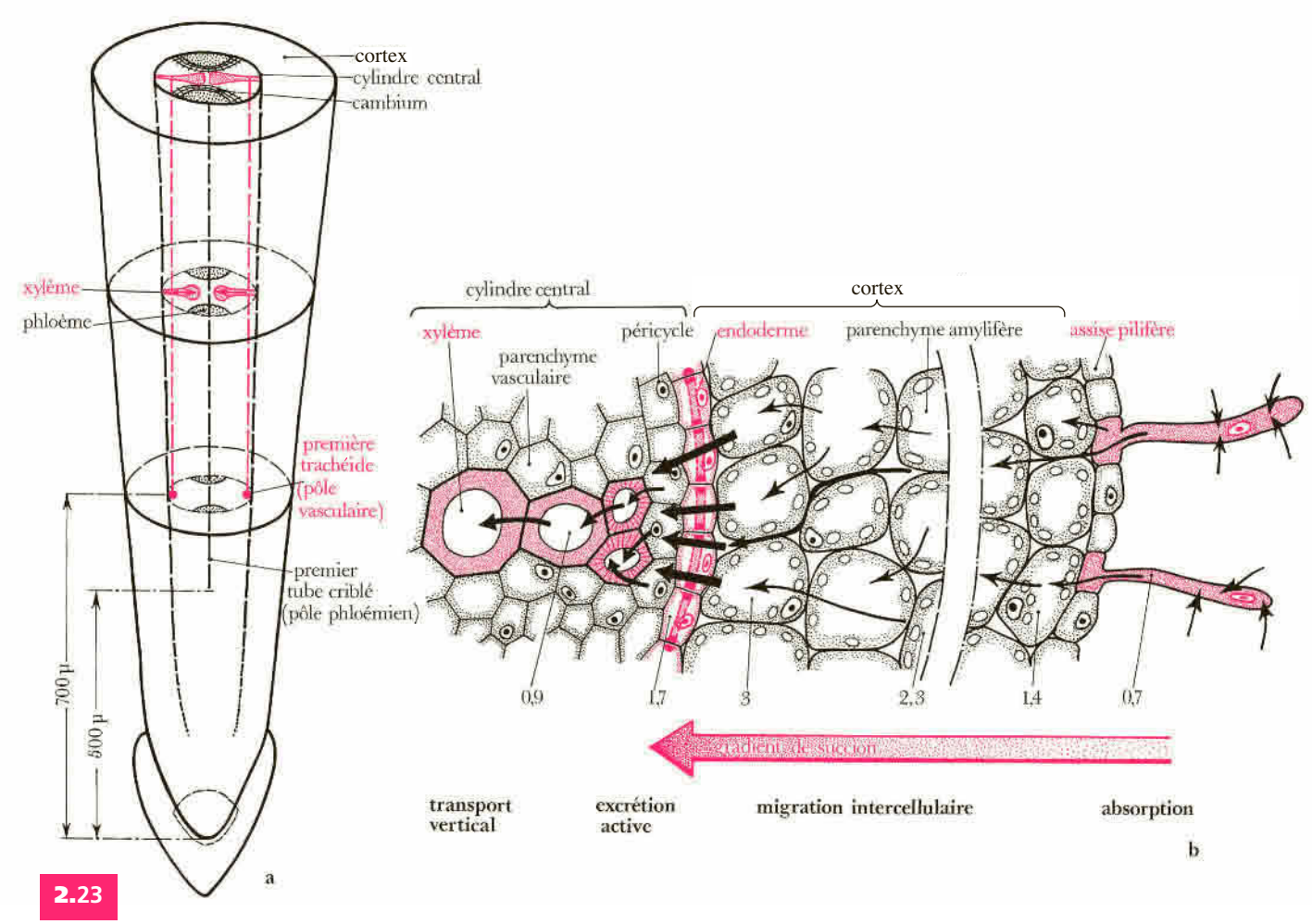
2.20

2.21



2.22

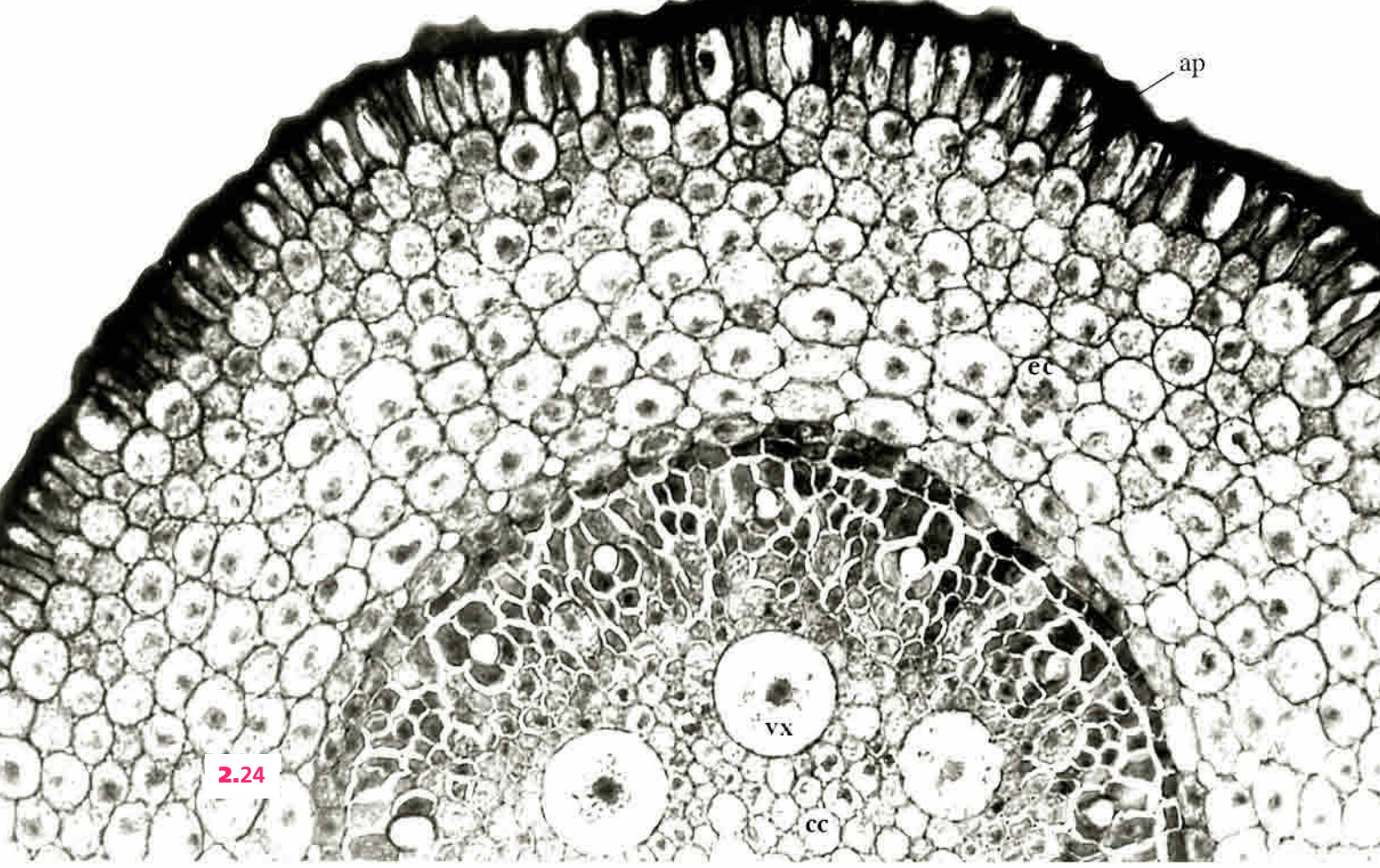
e) Un cylindre central à rôle essentiellement conducteur. Limité par le péricycle, il renferme du xylème et du phloème. Le premier assure le transfert de la sève brute, le second l'approvisionnement en sève élaborée riche en produits d'assimilation utilisés pour les synthèses et la croissance apicale, ou mis en réserve dans le cortex.



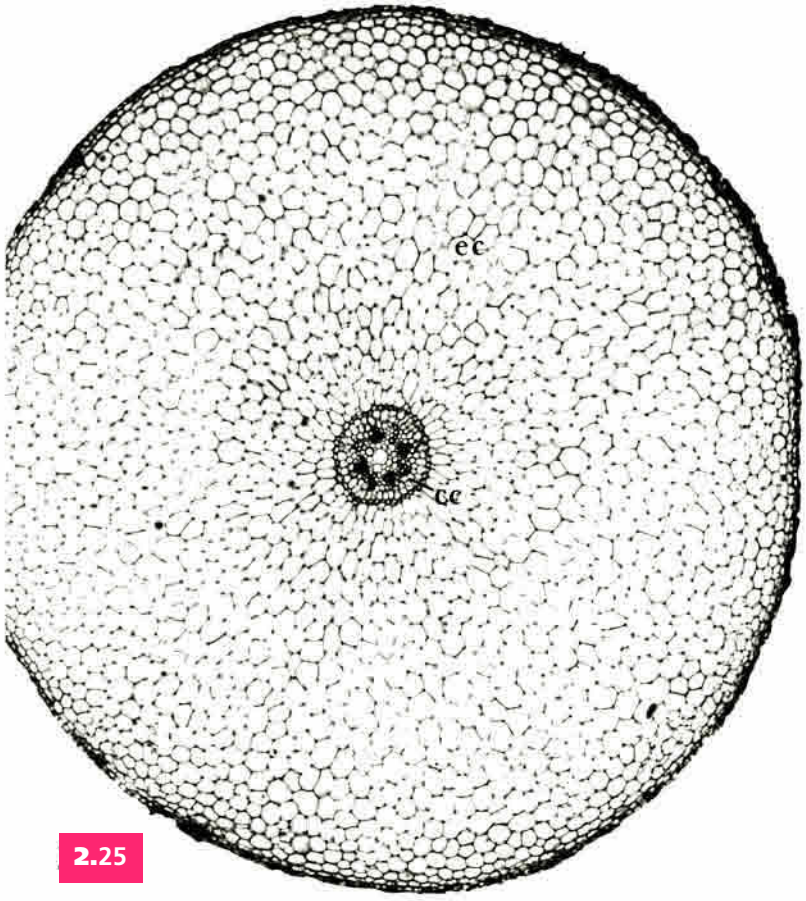
2.23

2-23. Histologie et absorption.
a) Différenciation dans le cylindre central. – **b)** Migration horizontale de la sève brute depuis les poils absorbants jusqu'au xylème. Les valeurs du gradient du succion sont indiquées en bars.

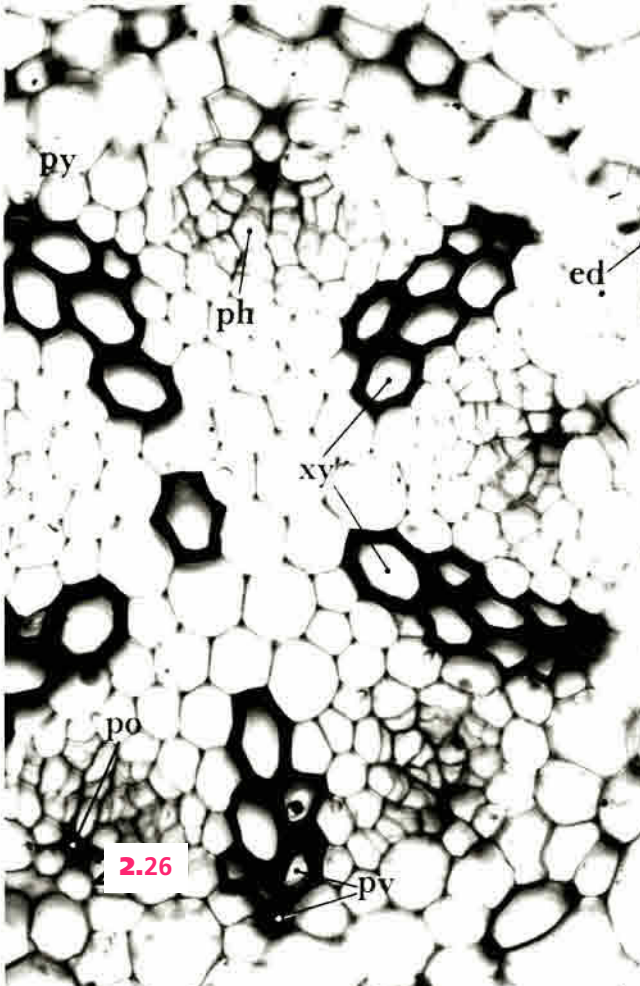
2-24. à 2-26. Anatomie de la racine.
2-24. Jeune racine de maïs (× 310). – **2-25.** et **2-26.** Racine de ficaire adulte, vue générale (× 60) et détail du cylindre central **cc** (× 600) ; **xy**, xylème centripète (1re phase de l'évolution vasculaire) alternant avec le phloème, **ph** ; **éc**, écorce ; **ed**, endoderme ; **po**, pôle phloémien ; **ap**, assise pilifère ; **pv**, pôle vasculaire ; **py**, péricycle ; **vx**, vaisseau.



2.24



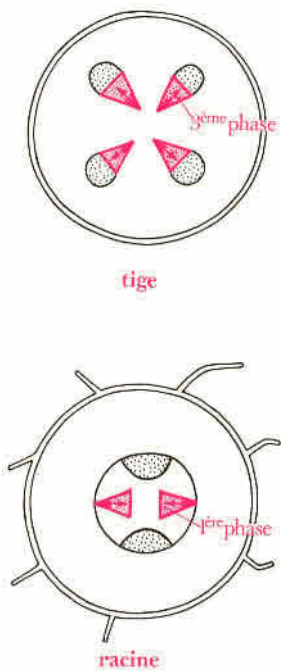
2.25



2.26

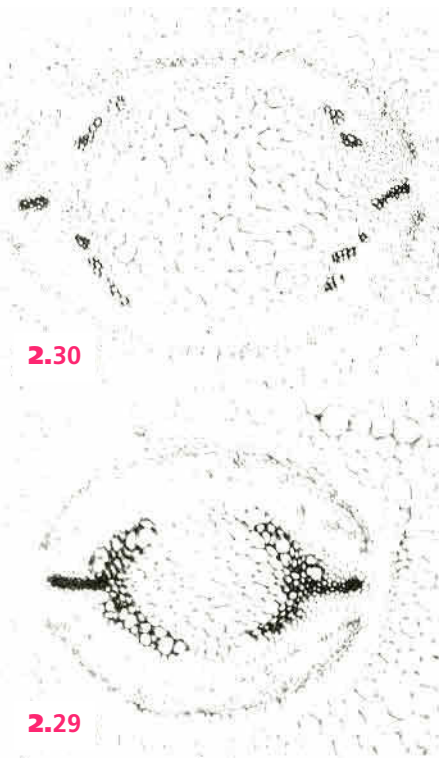
Dans la racine, xylème et phloème sont typiquement en *position alterne*. Les pôles vasculaires comme les pôles phloémiens sont externes et les cellules conductrices ont une *différenciation* centripète. Le phloème garde ce caractère dans les trois organes : la racine, la tige et la feuille. Par contre, une *évolution vasculaire* change le sens de différenciation du xylème : de centripète (1re phase), il deviendra tangentiel (2e phase), puis centrifuge (3e phase). Lorsqu'on s'élève dans la plante, les premières phases sont sautées et la troisième phase apparaît d'emblée : c'est le phénomène d'**accélération basifuge** qui explique la constitution de **faisceaux cribrovasculaires** où xylème et phloème sont superposés dans les tiges et les feuilles. L'ensemble des trois phases vasculaires, et du phloème qui leur est associé, forme un *convergent* qui peut être vu complet en général vers le collet.

Le nombre de pôles vasculaires est variable ; souvent limité à 2, 3 ou 4 chez les Gymnospermes et les Dicotylédones (racines diarches, triarches ou tétrarches), il est plus élevé chez les Monocotylédones (racines polyarches).



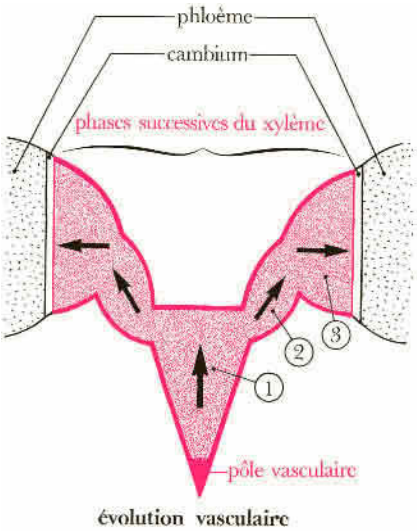
2.27

2.28



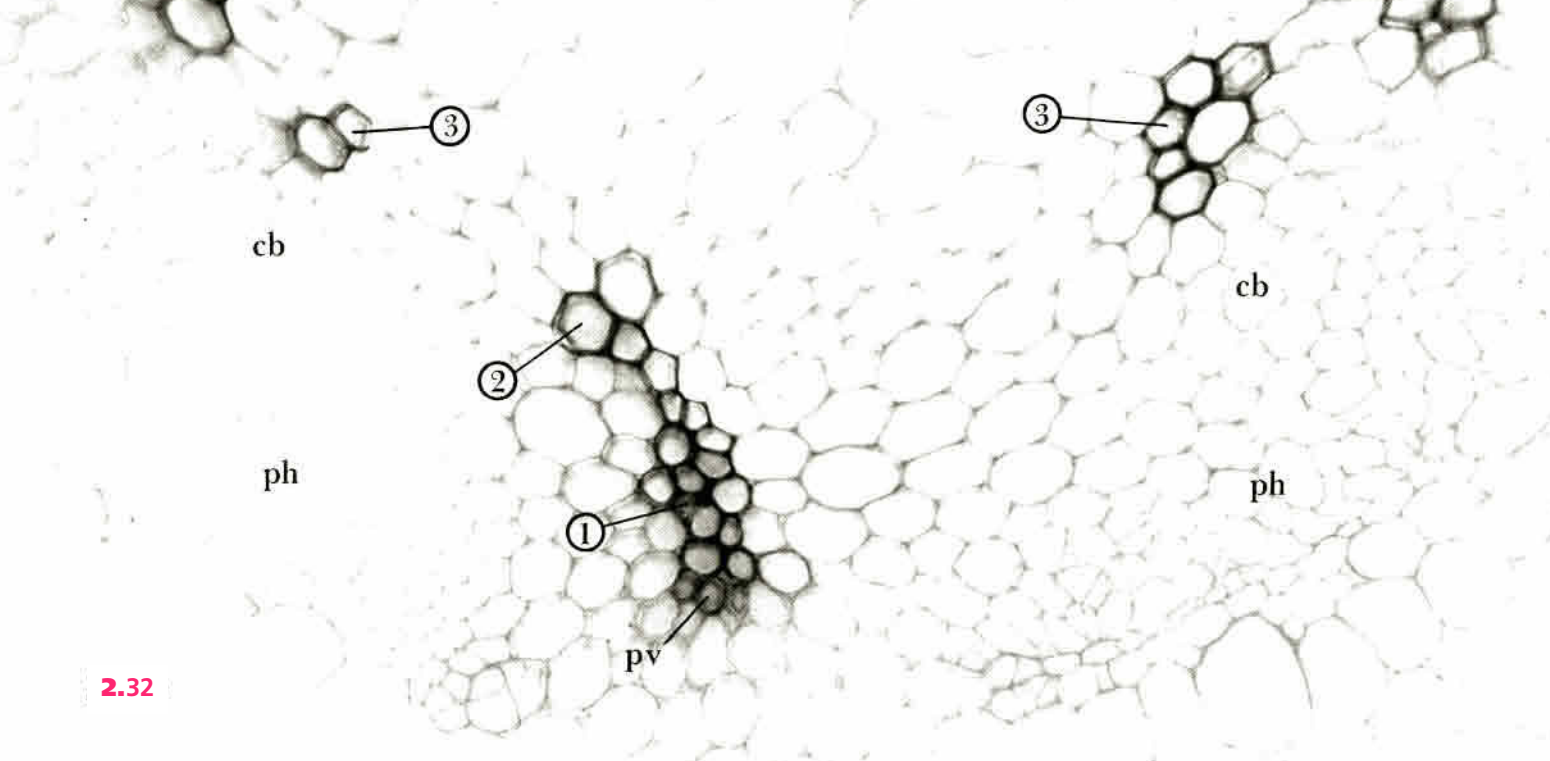
2.29

2.30

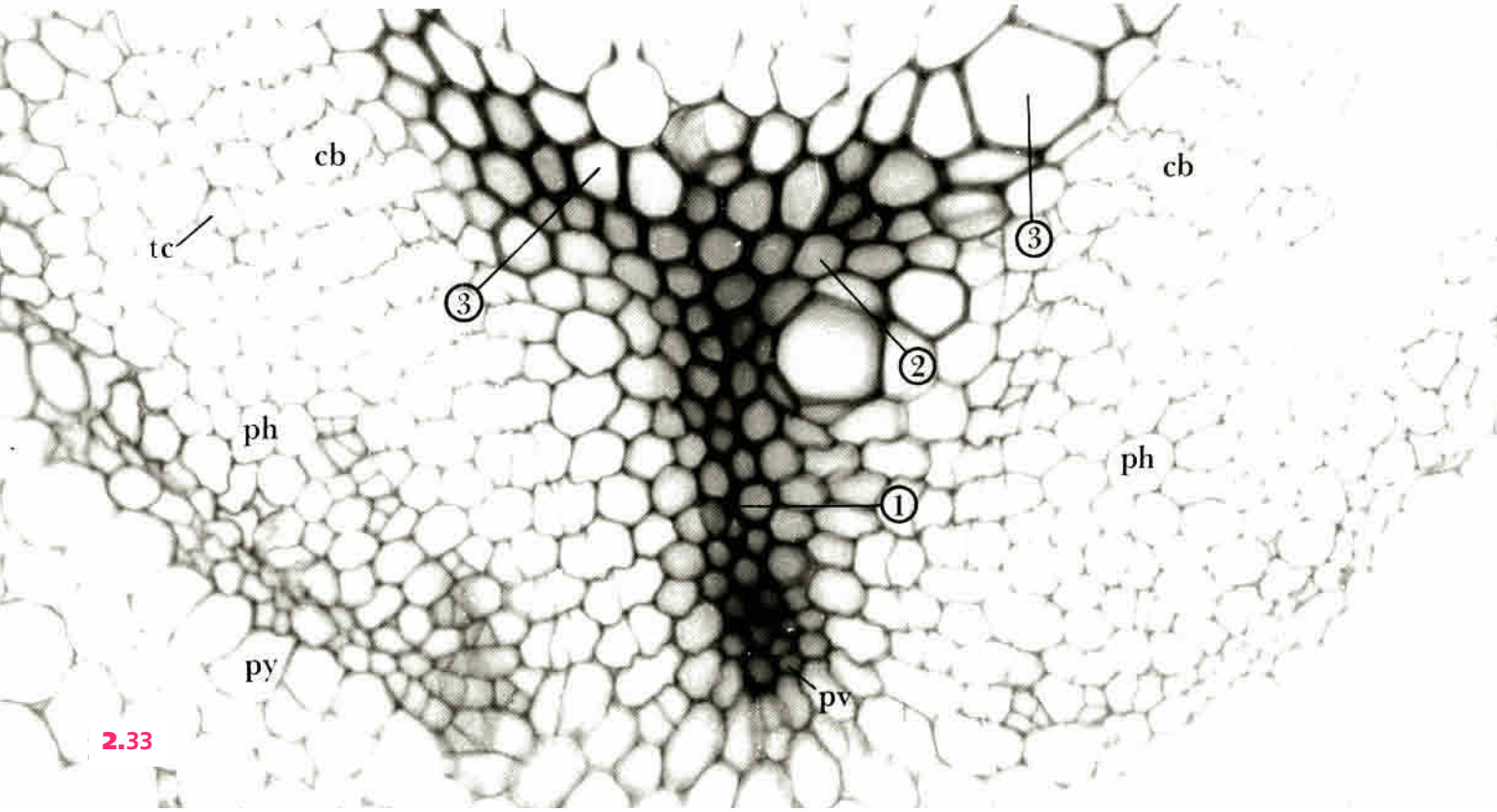


2.31

2-27 à 2-31. Évolution vasculaire. Lupin.
2-27. Anatomie comparée schématique de la tige et de la racine. – **2-28.** Morphologie externe du passage de la racine à la tige. **c**, collet. – **2-29.** Coupe à 4 cm sous le collet, convergent complet. – **2-30.** Coupe 1 cm plus haut : disparition progressive des 1re et 2e phases vasculaires. – **2-31.** Schéma des trois phases de l'évolution vasculaire. ① : 1re phase, xylème alterne et centripète ; ② : 2e phase, xylème intermédiaire et tangentiel ; ③ : 3e phase, xylème centrifuge et superposé au phloème.



2.32



2.33

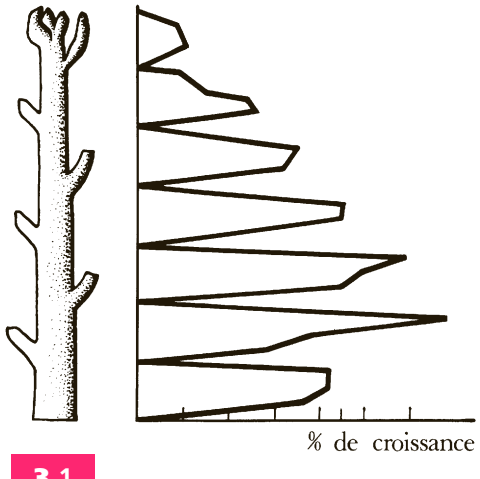
2-32 et 2-33. Convergent. Racine de lupin. Détails (× 600).

2-32. Agrandissement de la figure 2-30 (3 cm sous le collet). Seules persistent quelques trachéides des phases 1 et 2.

2-33. Agrandissement de la figure 2-29 (4 cm sous le collet). Les 3 phases de la différenciation vasculaire sont visibles simultanément. **cb,** cambium ; **ph,** phloème ; **pv,** pôle vasculaire ; **py,** péricycle ; **tc,** tubes criblés. Les chiffres entourés correspondent aux phases indiquées sur la figure 2.31.

3 Point végétatif caulinaire

Morphologiquement, les feuilles se présentent comme des *appendices latéraux* de la tige formant *axe*. Elles sont d'autant plus jeunes qu'elles sont plus proches du sommet. À l'extrémité de l'axe se trouve le **bourgeon terminal**. Les feuilles sont insérées au niveau des **nœuds** et à leur aisselle se trouve un ou plusieurs bourgeons latéraux ou *bourgeons axillaires* qui, en se développant, donnent des *rameaux latéraux*. L'arrangement des feuilles, ou phyllotaxie, est régulier et caractéristique de l'espèce. Dans la *disposition verticillée*, plusieurs feuilles, sont insérées simultanément à chaque nœud. Le plus souvent elles sont insérées par paires alternant et se situant sur 4 génératrices de la tige (*disposition opposées - décussées*). Dans la *disposition alterne*, il y a une seule feuille à chaque nœud. Les feuilles sont typiquement aplaties ce qui leur permet d'utiliser au maximum la lumière solaire et d'augmenter la surface d'absorption de CO_2. Riches en parenchymes chlorophylliens, ce sont des organes *assimilateurs*. Les tiges sont généralement dressées (géotropisme négatif et phototropisme positif). Elles assurent le *support* et la *ramification* du système aérien. Elles mettent en communication organes absorbants et assimilateurs.
Bien que feuilles et tiges se distinguent par leurs caractères morphologiques, anatomiques et physiologiques, elles sont étroitement dépendantes du point de vue ontogénique et n'existent pas l'une sans l'autre. Elles naissent simultanément dans le point végétatif caulinaire (de *caule* : tige). Au cours de l'ontogenèse, la tige se révèle être, pour l'essentiel, le prolongement des bases des feuilles ou *segments foliaires* et la tige feuillée apparaît comme *un ensemble indissociable d'unités nées successivement*.

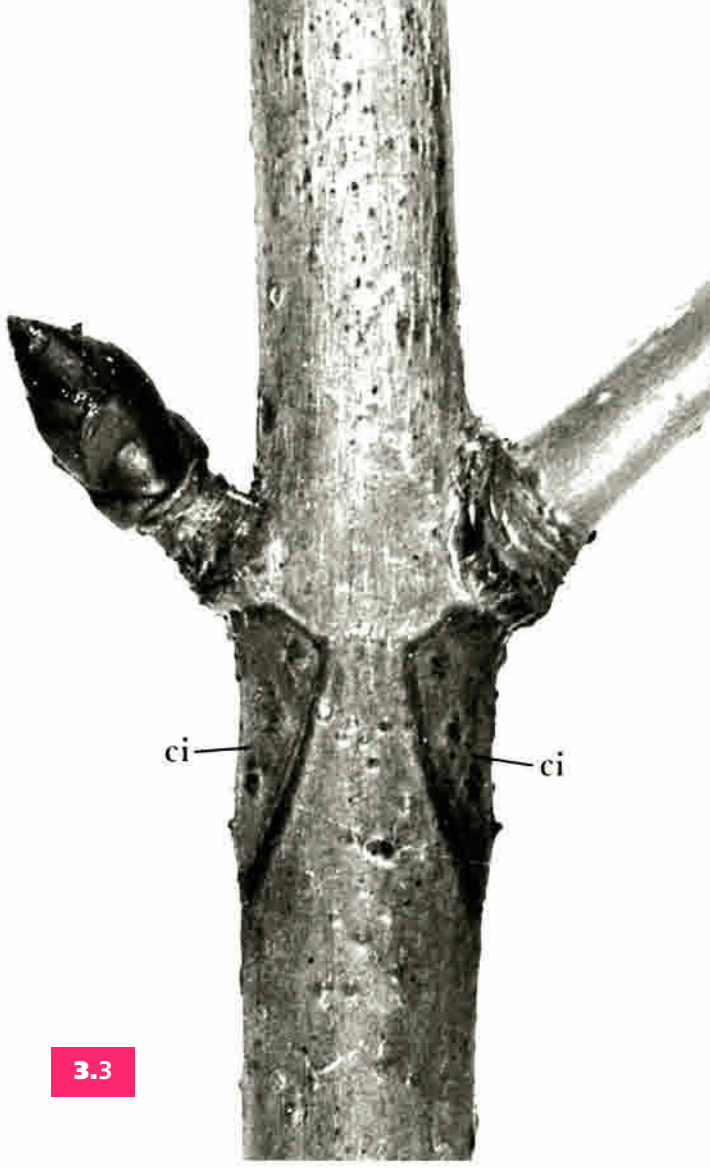


3.1

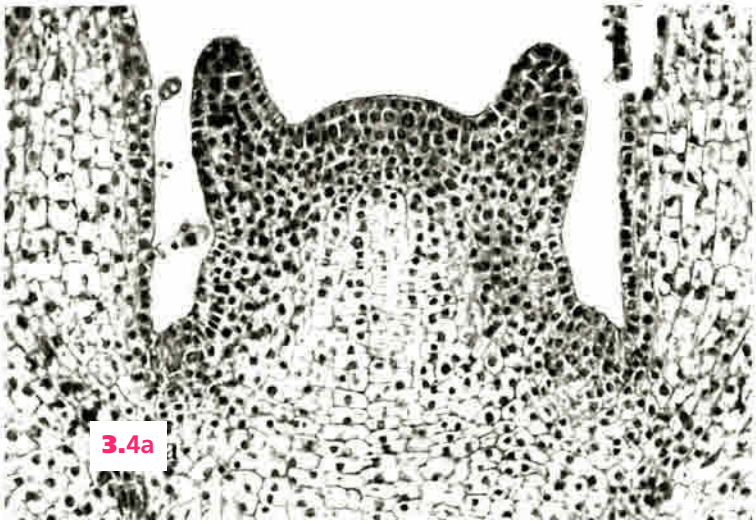
3-1. Localisation des zones de croissance dans une tige feuillée (Polygonum).
La croissance est nulle au niveau des nœuds où s'insèrent les feuilles ; elle est maximum au milieu des entre-nœuds (croissance intercalaire). En descendant à partir du bourgeon terminal, l'élongation passe par un optimum puis s'annule (comparer avec la croissance de la racine, fig. 1-2).

Les rameaux ont une **organogenèse subapicale** et une **croissance intercalaire** assez étendue. Beaucoup moins localisé que dans les racines, l'allongement se poursuit sur plusieurs entre-nœuds successifs. Il n'est d'ailleurs pas uniforme. Chez le Polygonum par exemple, le maximum de croissance intercalaire se situe vers le milieu des entre-nœuds. Chez les Graminées, la zone d'élongation est restreinte à la base des entre-nœuds.
Comme pour la racine, il a longtemps été admis que l'édification de la tige feuillée résultait de l'activité de *cellules initiales* situées au sommet de la tige. En fait les études cytochimiques et des expériences de microchirurgie ont montré que l'extrémité apicale ou *zone axiale* est occupée par des cellules vacuolisées peu actives pendant la vie végétative de la plante.

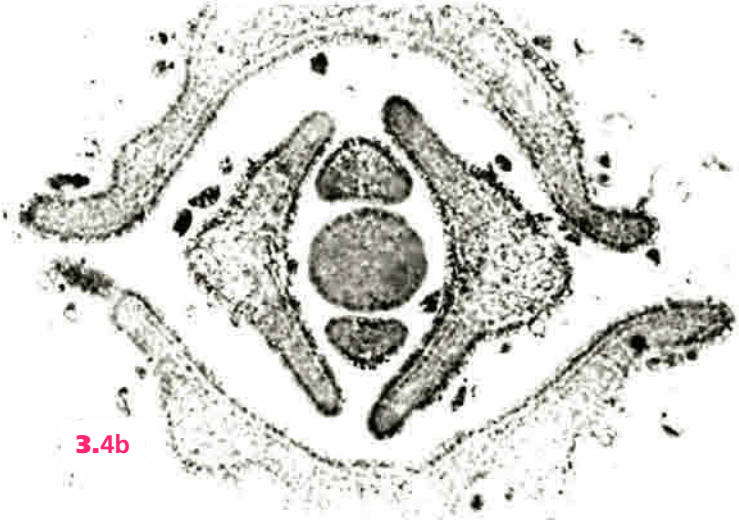
3.2



3.3



3.4a



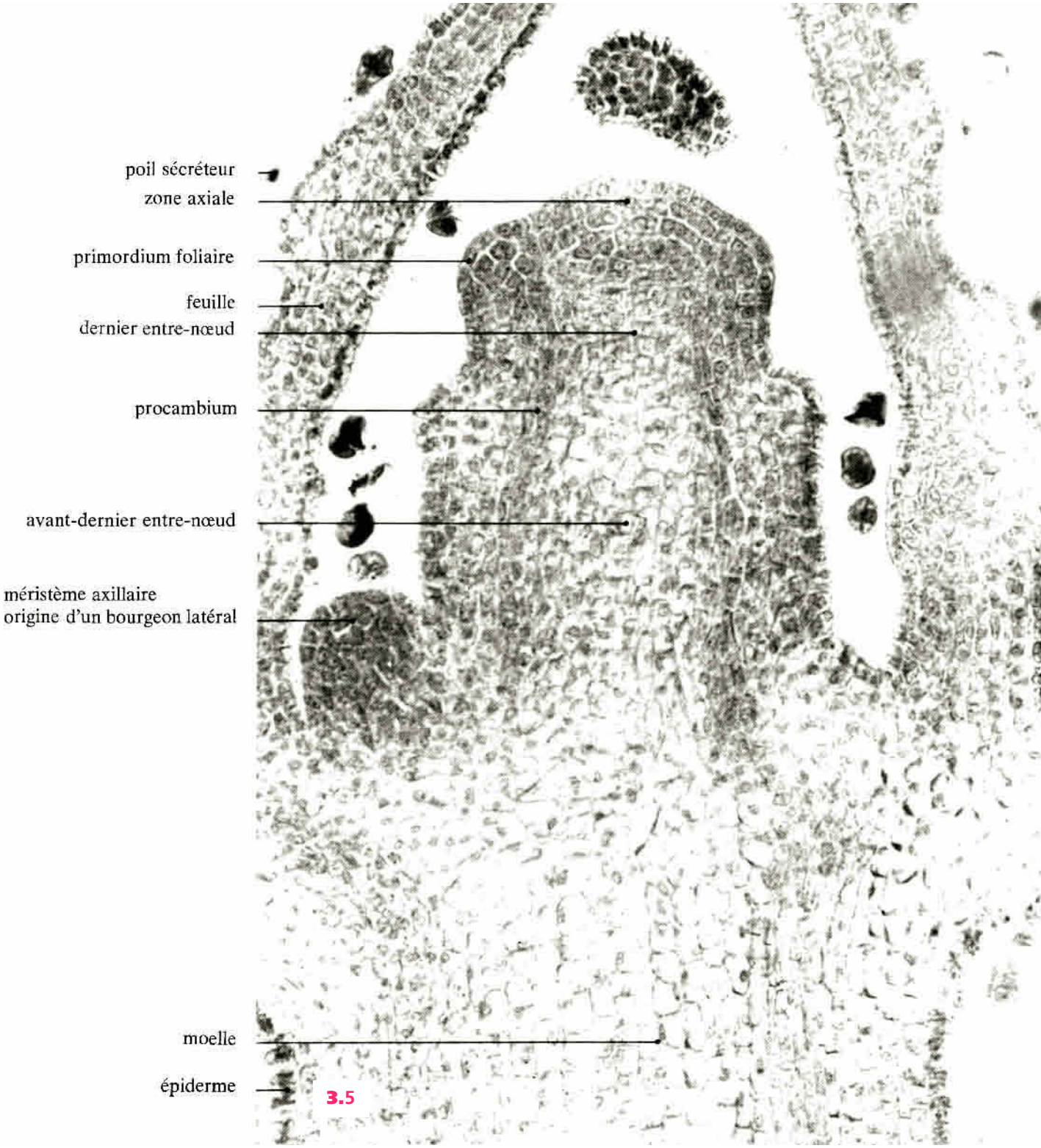
3.4b

3-2 à 3-4. Tiges feuillées.

3-2. Croissance d'un rameau de sureau. bg, bourgeon terminal.

3-3. Bourgeon axillaire et rameau latéra formés à l'aisselle des feuilles tombées ; **ci,** cicatrices foliaires. Marronier.

3-4. Coupes longitudinale et transversale dans un bourgeon en croissance de ballote (× 190). Les feuilles sont opposées.



3-5 et 3-6. Coupe et dissection d'un point végétatif. Lamier blanc (× 350).
Les feuilles sont opposées ; on voit le début de croissance des plus jeunes feuilles et des entre-n?uds sous-jacents. **éf,** ébauche foliaire ; **f,** jeune feuille ; **lo,** ébauches des lobes du limbe (emplacement du méristème marginal de la feuille) ; **pf,** jeune primordium foliaire ; **ps,** poil sécréteur ; **tr,** poil protecteur.

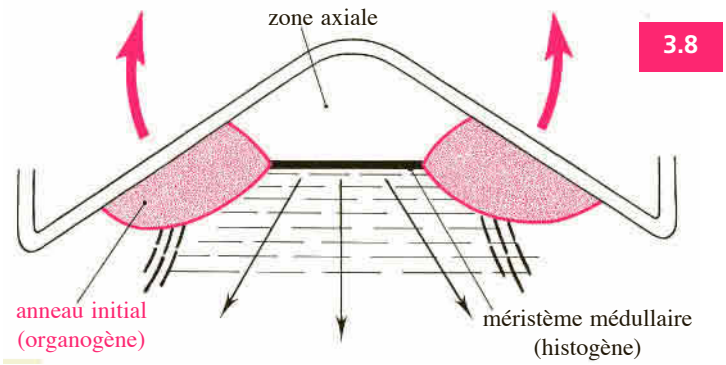
3.6

Anomalies induites de la morphogénèse. Galles ou cécidies

Une galle (syn. = cécidie) résulte de la réaction d'une plante (hôte) provoquée, en général, par un insecte, mais aussi par des acariens, des nématodes, parfois des champignons ou des bactéries. On dénombre plus de 3 000 *parasites cécidogènes*. La plupart des hôtes sont des Dicotylédones.
L'insecte introduit ses *œufs* dans les tissus de la plante à l'aide d'une tarière abdominale. Toutes les parties de l'hôte peuvent être concernées. Un parasite donné envahit toujours le même organe, dont la réaction initie une *déformation à morphologie caractéristique*. Ces galles sont des protubérances, souvent pauvres en chlorophylle, mais riches en tanins et en anthocyanes qui leur donnent, alors, de vives couleurs. Pour le parasite, la galle fournit aux larves « le gîte et le couvert » : la réaction de l'hôte constitue un nid fait de tissus vivants, nutritifs et protecteurs, permettant l'hibernation et la métamorphose printanière des larves. Le cécidogène dépose, avec ses œufs, différentes molécules (dont des substances auxiniques) qui provoquent la multiplication cellulaire et l'hypertrophie.
Le *chêne* est particulièrement attaqué : une galle facile à identifier est la « noix de galle » provoquée par un cynips (hyménoptère); on en extrayait les tanins pour faire du cuir. Ce sont des boules rondes, de couleur beige ou marron, sur le dessous des feuilles ; coupées en automne, on trouve une nymphe ou un imago, tous femelles. Elles sortiront au printemps pour pondre sans être fécondées (parthénogénèse) sur de jeunes feuilles. Les œufs écloront en été. Une autre galle du chêne est la galle « en artichaut », hypertrophie des écailles d'un bourgeon produite par la ponte d'un cynips. Une galle spectaculaire est le *bédégar de l'églantier* ; il se forme à partir d'un bourgeon ou d'un bouton de fleur et est constitué par un chevelu rougeâtre, dû également à la ponte d'un cynips. Parmi les autres cécidies communes, on peut observer, sur la face supérieure des feuilles de *tilleul* ou de *hêtre*, de petites outres, ovoïdes, à sommet pointu, ou galles en « pépins d'orange » produites par un diptère. La galle en *ananas de l'épicéa* est une extrémité de rameau, à entre-noeuds courts et aiguilles atrophiées, sauf à la base où sont les loges larvaires. Également fréquente, est la galle des feuilles d'*aune* qui forme de petites verrues provoquées par un acarien.

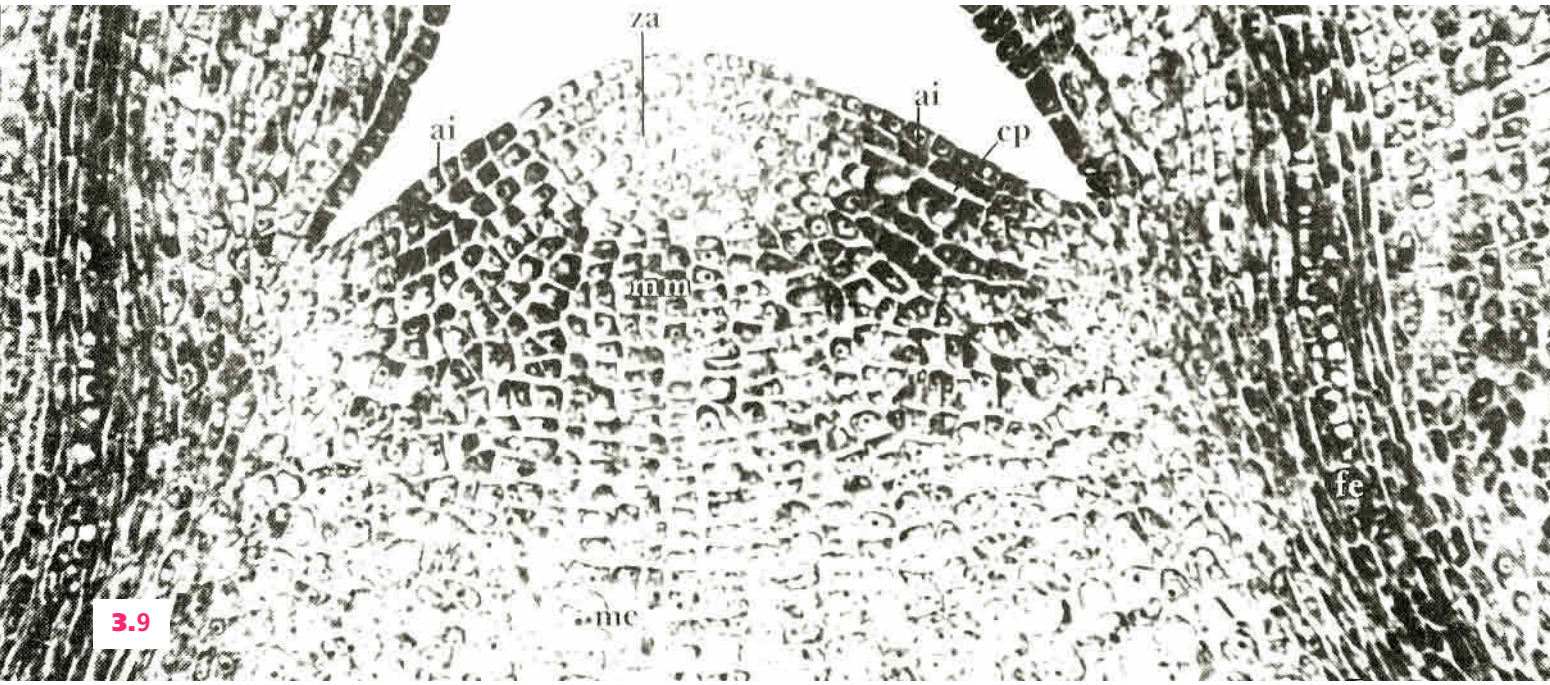
3-7. Exemples de galles. *De gauche à droite* : jeune noix de galle sur feuille de chêne et coupe montrant la larve de cynips ; galle en pépin d'orange sur feuille de hêtre et coupe, en août, montrant la loge et la larve (*flèche*) ; galles sur feuille d'aune, produites par un acarien.

3-8 à 3-10. Fonctionnement du point végétatif dans une plante à feuilles opposées. Érable sycomore.
3-9. Constitution des *sous-bassements foliaires* de rang 6 pendant que se différencie la 5e paire d'ébauches dans le plan perpendiculaire à celui de la coupe. *L'anneau initial*, **ai**, et le *méristème médullaire*, **mm**, se distinguent nettement par leur forte densité cytoplasmique. L'apex est entouré par la 4e paire de feuilles, f_4 (× 250). **fe**, faisceau conducteur ; **me**, moelle ; **za**, zone axiale.
3-10. Bourgeon fixé un peu plus tard. Les *primordiums* de la 6e paire de feuilles, pf_6, se sont soulevés. Le *procambium*, **pr**, est reconnaissable à la base des primordiums.
À l'aisselle des feuilles de rang 4, f_4, se voit une zone « en coquille », **ax**, où se formeront, au cours des plastochrones suivants, les *bourgeons axillaires* (× 250). (Clichés A. M. Catesson).

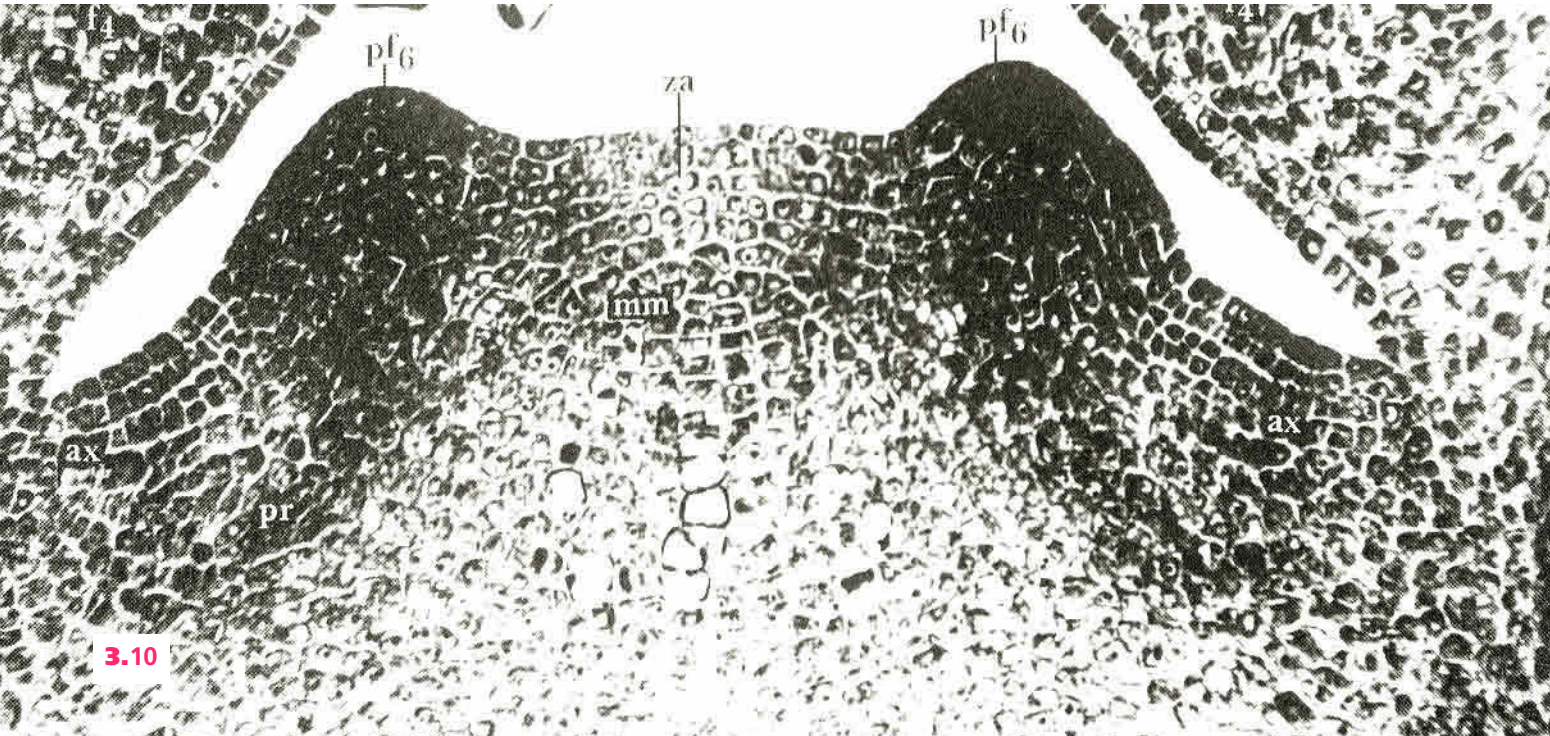


3.8

3-8. Zonation de l'apex. L'anneau initial est le méristème à partir duquel seront construits simultanément les feuilles (flèches) et leur prolongement caulinaire.



3.9

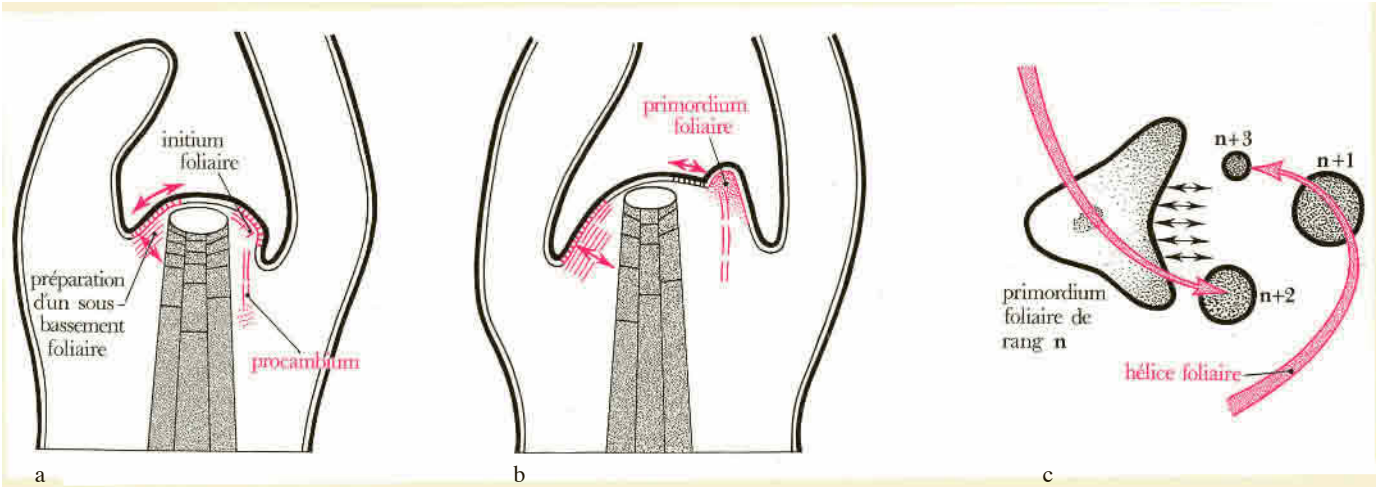


3.10

Le territoire organogène proprement dit se situe sur les flancs de l'apex. Il est constitué de cellules très méristématiques formant une sorte d'anneau subapical à partir duquel se trouvent initiées les feuilles successives : c'est le **méristème de flanc** ou **anneau initial**. Ce méristème fonctionne de façon *périodique* (ou plastochronique, le *plastochrone* étant le temps séparant l'initiation de deux feuilles successives). Le début de l'initiation est réalisé par des cloisonnements anticlines de surface et périclines profonds qui accroissent la zone latérale (*aire maximale*) et produisent un matériel cellulaire dédifférencié qui est le sous-bassement d'une future feuille. Un *initium* se soulève ensuite grâce à des cloisonnements périclines sous-épidermiques ; des divisions longitudinales le prolongent à sa base en construisant un procambium, ébauche de tissus conducteurs. La surrection se poursuivant, il apparaît un *primordium* puis une *ébauche* de feuille. Ce soulèvement entame l'anneau initial qui se trouve réduit (*aire minimale*) Avant la prochaine initiation foliaire, l'apex devra se restaurer par une nouvelle croissance horizontale et le processus se répète. **Ce fonctionnement latéral rythmé, périodique, est caractéristique du stade végétatif.** L'ébauche foliaire continue à s'accroître en hauteur grâce à l'activité d'un **méristème terminal** et latéralement par le fonctionnement d'un **méristème marginal** (corne foliaire). De part et d'autre du procambium, un parenchyme dorsal et ventral commence à se différencier.

Le rôle prépondérant des cellules situées latéralement et l'inertie apparente des cellules axiales ont été confirmés par de nombreux travaux effectués avec des techniques variées : cytologie, cytochimie, autoradiographie, statistique des mitoses, microchirurgie, etc.

Comme l'édification des racines, la constitution des tiges feuillées résulte de l'activité d'un méristème subterminal. Le fonctionnement, cependant, est différent : alors que le méristène racinaire produit exclusivement des *axes*, le méristème caulinaire donne une *suite d'émergences à symétrie bilatérale*, les feuilles, dont les bases forment les tiges. De plus, nous verrons au chapitre 8 que, lors de la reproduction, les cellules axiales caulinaires sont capables d'entrer en activité : leur inertie n'est, ici, que provisoire.



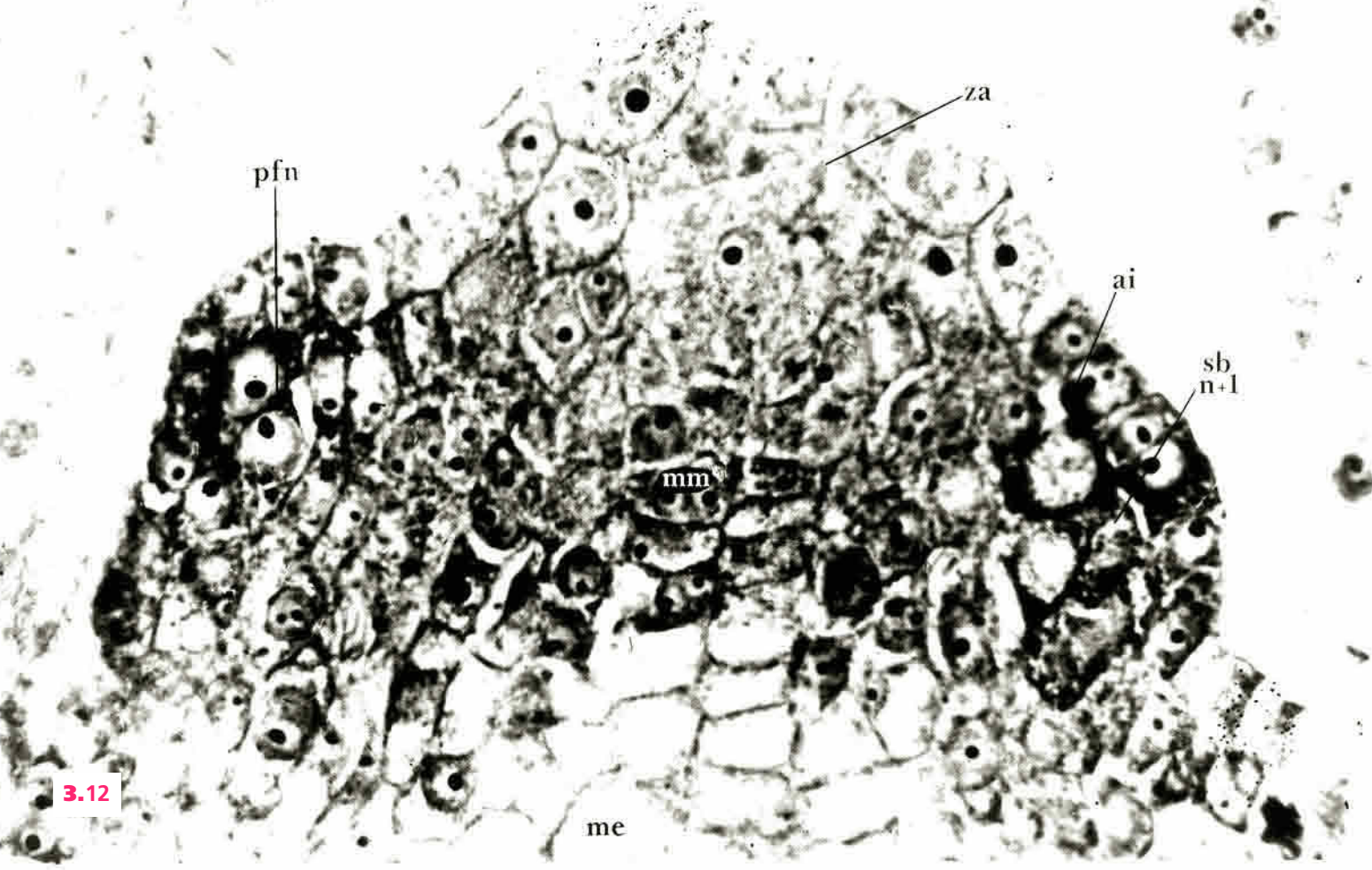
3.11

3-11 à 3-13. Fonctionnement du point végétatif dans une plante à feuilles alternes. Chrysanthème des moissons.

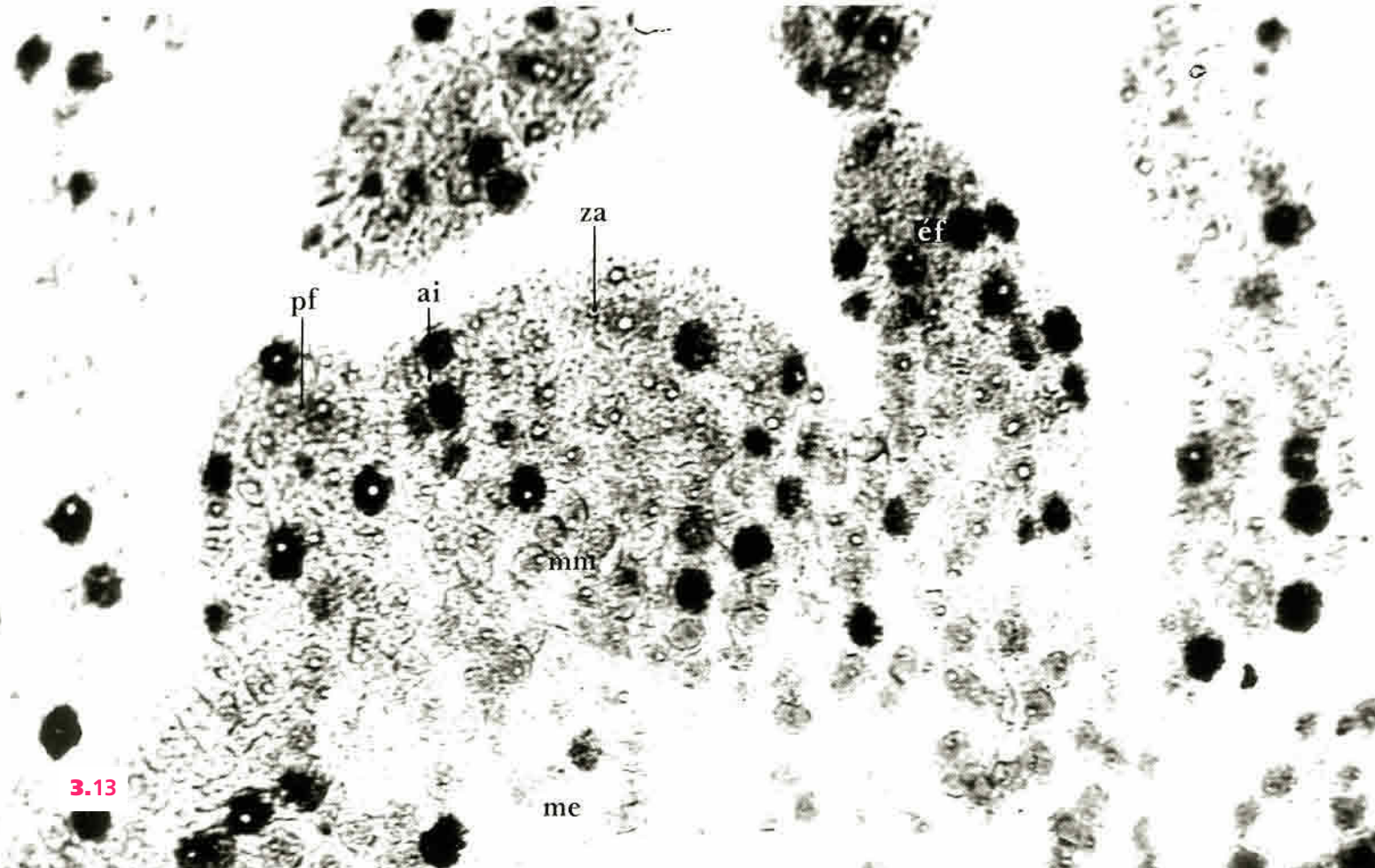
3-11. Schémas du fonctionnement en coupes longitudinale et transversale.

3-12. Identification des territoires apicaux par la coloration au vert de méthyle pyronine. **ai**, anneau initial ; **me**, moelle ; **mm**, méristème médullaire ; **pfn**, jeune primordium foliaire ; **sb n + 1**, sous-bassement de la feuille de rang n + 1 ; **za**, zone axiale à faible pyroninophilie (méristème d'attente) (× 1 300).

3-13. Histoautoradiographie après incorporation de thymidine tritiée indiquant les sites de synthèse d'ADN. Remarquer l'incorporation préférentielle du traceur dans l'anneau initial, à l'aisselle du jeune primordium foliaire, **pf**, et de l'ébauche foliaire, **éf** (× 800). (Clichés et schémas d'après A. Nougarède).

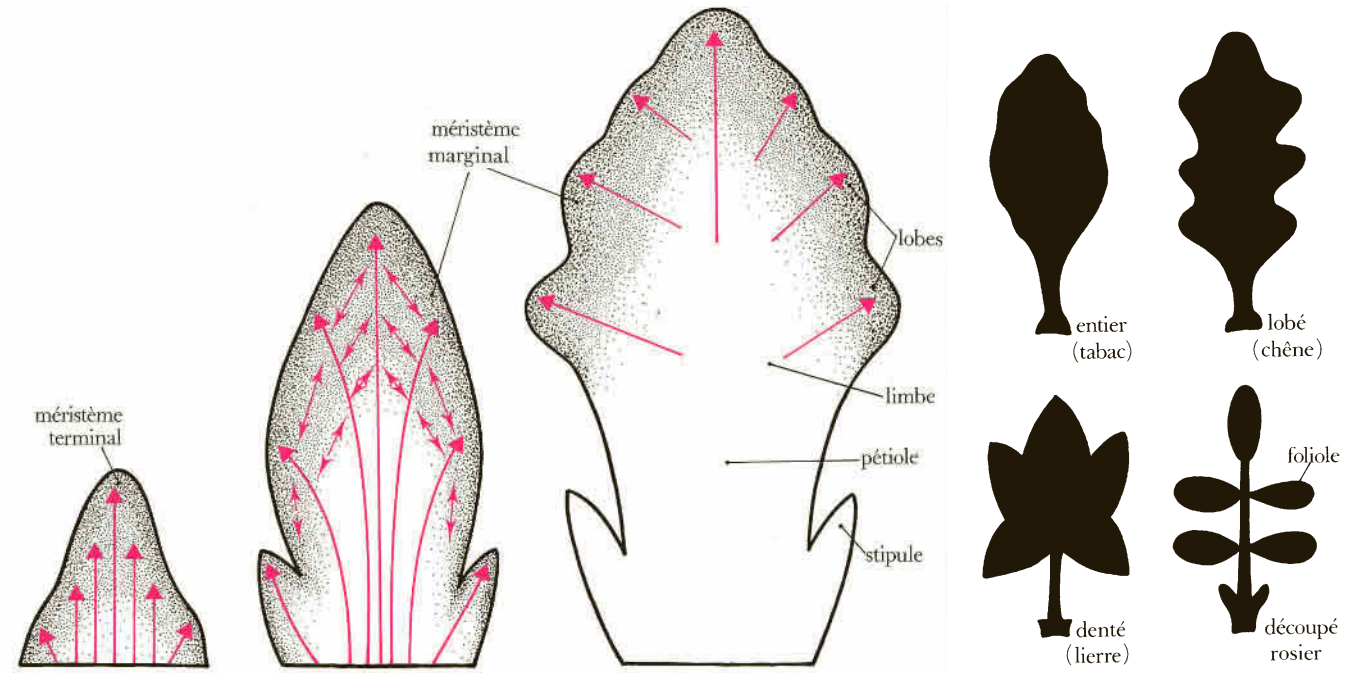


3.12



3.13

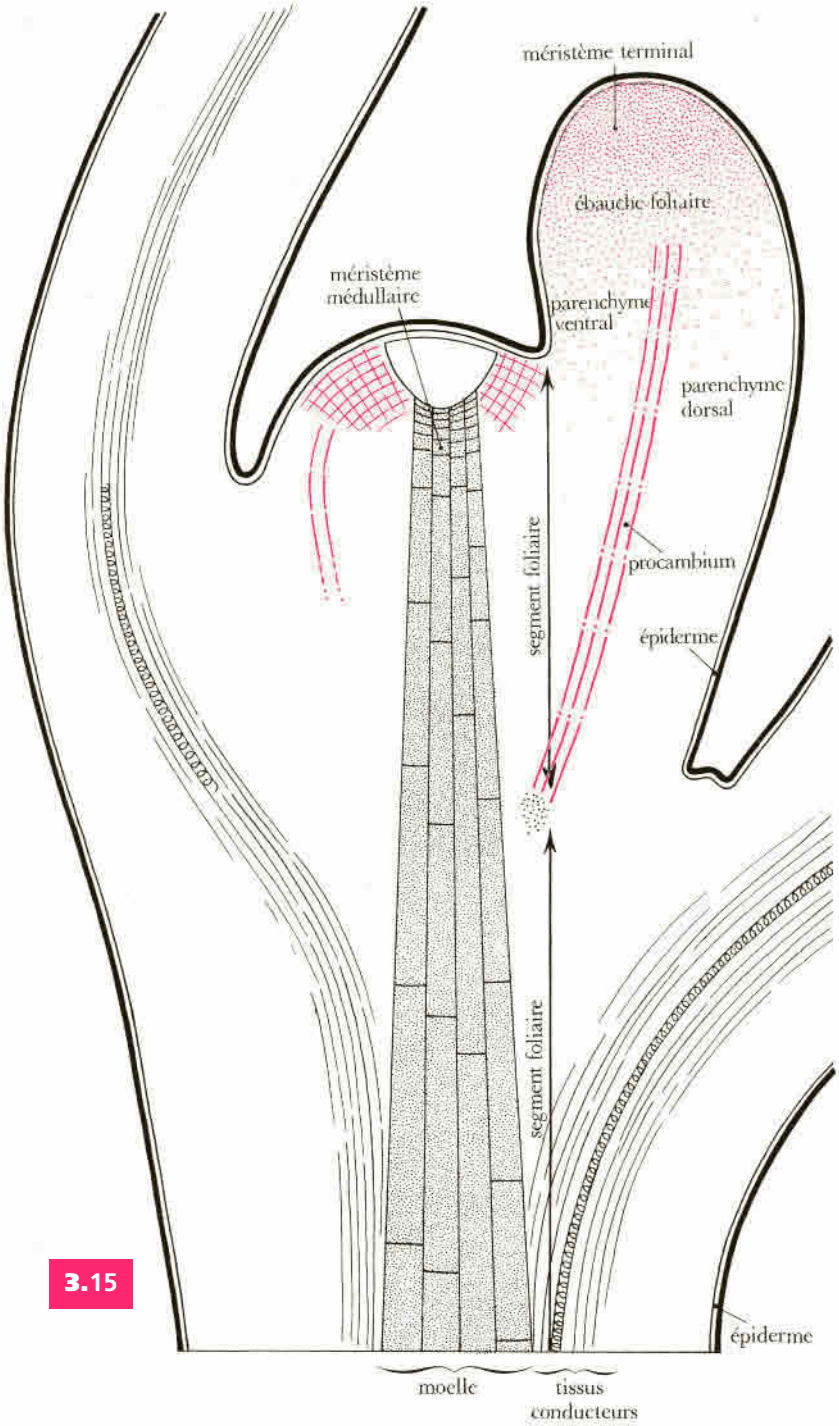
Des cellules superficielles détachées du méristème de flanc pendant la surrection de chaque ébauche de feuille, prolifèreront ultérieurement et produiront les **bourgeons axillaires**, origine des rameaux latéraux. Ainsi, bourgeons axillaires et feuilles ont, à la différence de la racine, une origine superficielle ou *exogène*.
À la base de la zone apicale axiale se trouve le **méristème médullaire** qui ne participe pas à la formation des feuilles. Ses potentialités sont strictement histogènes et ses dérivés constituent la moelle de la tige. Parmi les tissus de la tige, seule *la moelle a donc une existence et une origine proprement caulinaires*. Les autres parties dérivent de l'activité de l'anneau initial et *l'essentiel de l'entre-nœud apparaît comme la base indivise de l'ébauche foliaire*. Le système conducteur en particulier sera formé à partir de cordons procambiaux communs.



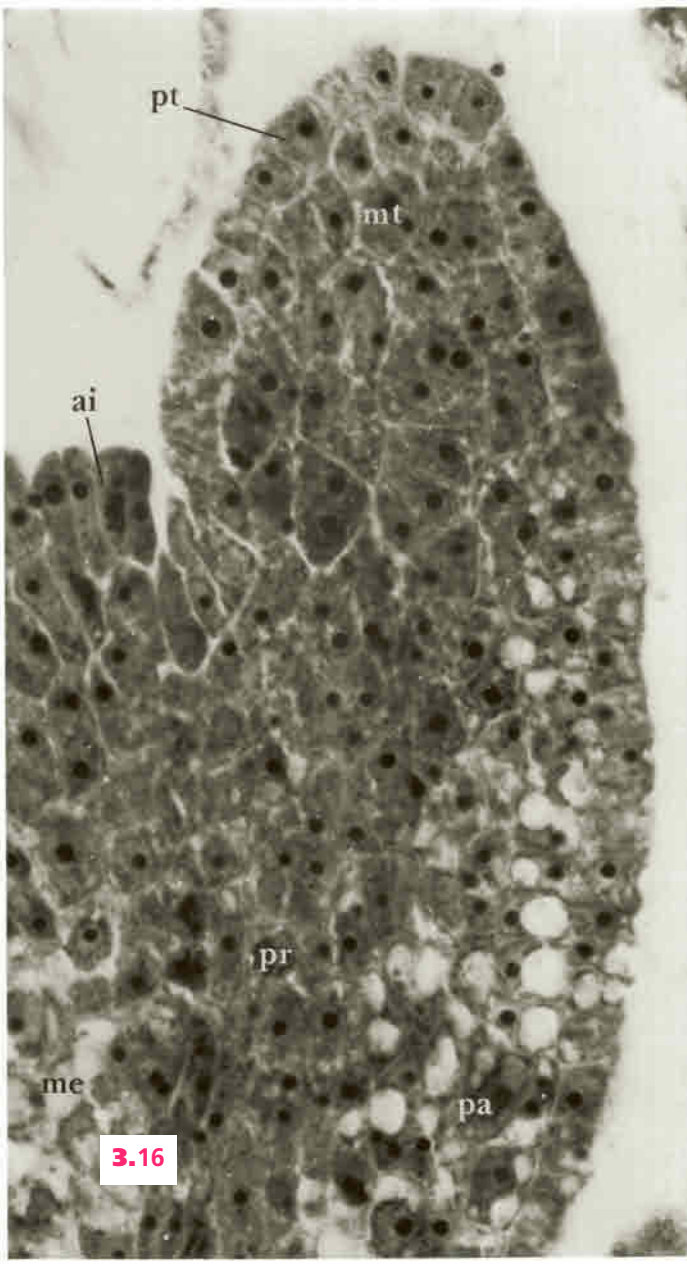
3.14

3-14. Stades successifs du développement d'une feuille et formes de limbes adultes.

Ainsi, la plante s'accroît en même temps par ses extrémités racinaires et caulinaires grâce à l'activité de massifs méristématiques. Bien que le fonctionnement de ces méristèmes **apicaux** ou **méristèmes primaires** soit sensiblement différent, les cellules qui les constituent présentent les mêmes caractères cytologiques. Les dimensions, en particulier, sont petites, le vacuome réduit, les organites y sont peu structurés ; par contre, le rapport nucléoplasmique est élevé et les synthèses protéiques intenses. Les *potentialités* des cellules méristématiques primaires sont très larges puisqu'elles sont à l'origine, par le jeu de leur division active, de l'ensemble du corps de la plante. Pour souligner cette capacité, on parle de méristèmes **organogènes**. Ce caractère les oppose aux méristèmes secondaires qui n'engendrent que des tissus et sont donc seulement **histogènes** (chapitre 6).
Les méristèmes primaires constituent des foyers de prolifération coordonnés qui peuvent fonctionner pendant toute la vie de la plante, lui conférant une sorte «**d'embryogenèse indéfinie**» très particulière (toute différente de l'ontogenèse animale où les organes sont mis en place dans l'embryon). L'organisme végétal se caractérise donc par la juxtaposition de parties adultes et âgées – voire mortes – et de parties naissantes et en différenciation.



3.15



3.16

3-15 et 3-16. Surrection d'une ébauche foliaire et début de la différenciation.

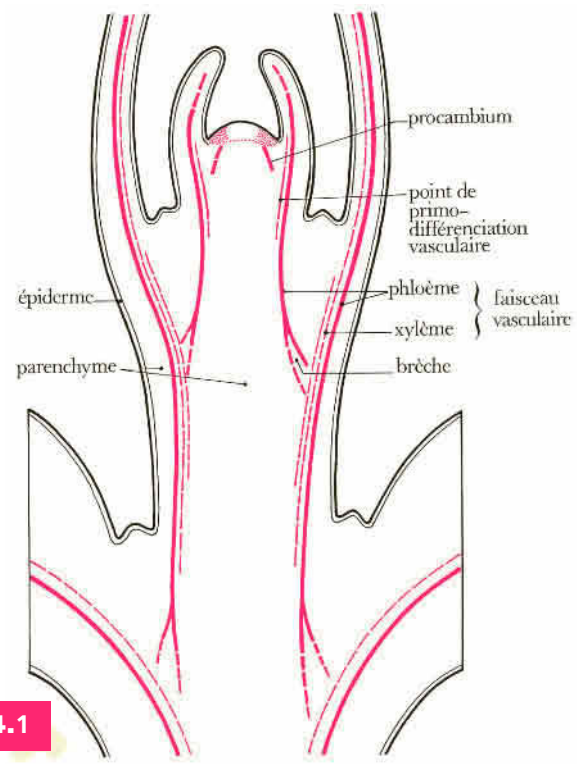
3-15. Schéma d'ensemble (feuille alterne).

3-16. Ébauche foliaire de rosier. **ai,** anneau initial en régénération ; **me,** moelle ; **mt,** méristème terminal de l'ébauche ; **pa,** parenchyme dorsal en cours de vacuolisation ; **pr,** procambium ; **pt,** protoderme (× 500).

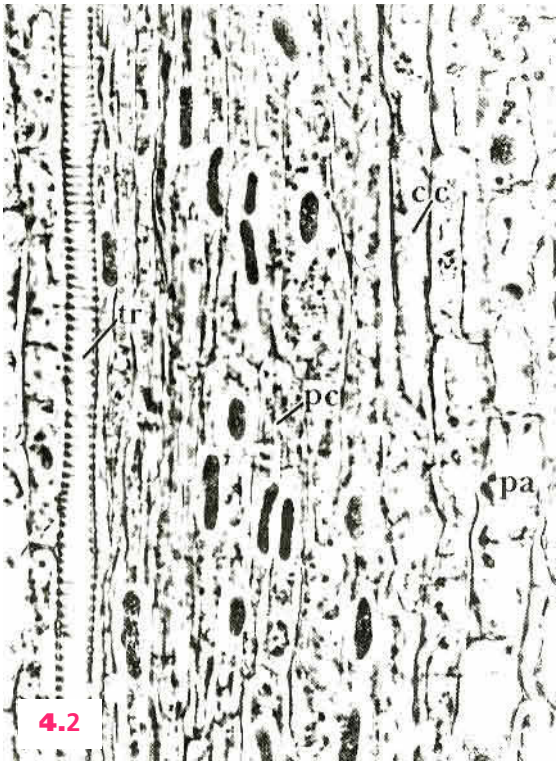
4 Différenciation dans la feuille et la tige

L'activité du méristème caulinaire conduit à la mise en place de la **structure primaire** des feuilles et des tiges. En première approximation la différenciation cellulaire conduit à 4 ensembles structuralement et fonctionnellement distincts : a) l'épiderme, assise de cellules superficielles qui assure le contact avec le milieu atmosphérique ; b) les parenchymes qui forment la masse principale de ces organes ; c) des tissus de soutien ; d) les tissus conducteurs différenciés dans le procambium. Nous avons vu que, du fait de l'accélération basifuge, il s'agit de faisceaux où xylème et phloème sont superposés, l'un se différenciant en direction centrifuge, l'autre en direction centripète. Typiquement, la tige a une symétrie axiale alors que la feuille a une symétrie bilatérale accusée.

La feuille a une croissance limitée. L'ébauche s'accroît en hauteur par son méristème terminal et son méristème marginal (corne) construit le **limbe** plus ou moins découpé et lobé. L'évolution est relativement complexe car la morphogenèse du limbe et l'histogenèse se font selon des gradients qui peuvent être différents. Au stade adulte, l'anatomie foliaire est simple. Elle est constituée par un épiderme interne, ou supérieur, et un épiderme externe, ou inférieur, généralement plus riche en stomates. Entre les deux est un tissu médian très chlorophyllien ou **mésenchyme**. Il est habituellement différencié en deux niveaux : un **parenchyme palissadique** renfermant des cellules prismatiques régulièrement alignées et, au-dessous, un **parenchyme lacuneux** dont les cellules de forme lobée laissent entre elles de larges espaces aérifères. La photosynthèse s'effectue essentiellement dans le tissu palissadique, le plus riche en chloroplastes, qui reçoit la lumière frappant la face supérieure de la feuille. Les échanges gazeux, et notamment la fourniture en CO_2, se font à travers le tissu lacuneux et l'épiderme inférieur. La feuille est également le siège d'une intense *transpiration* et l'émission de vapeur d'eau se fait par cette même voie.

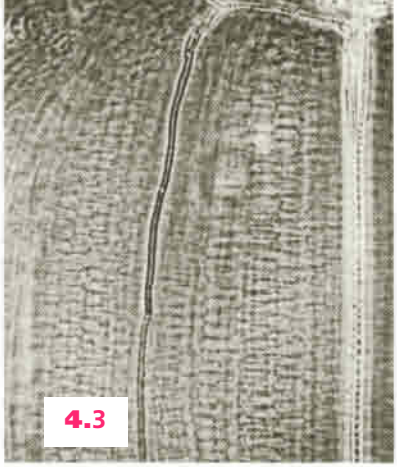


4.1

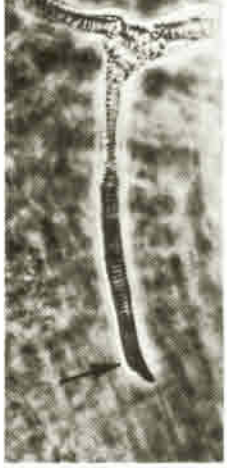


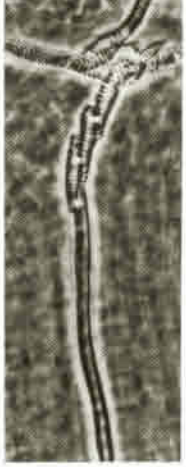
4.2

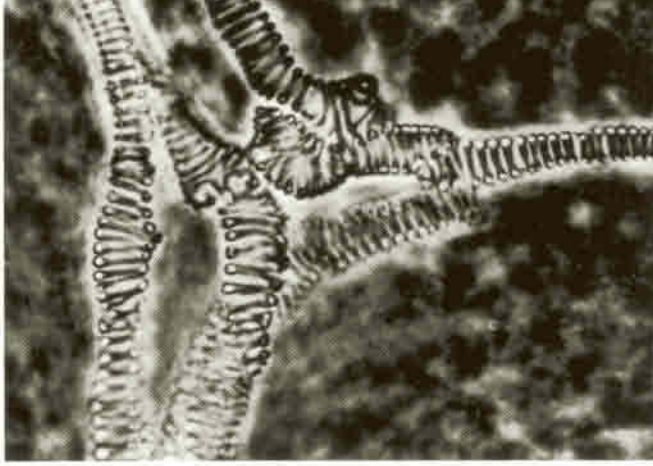
4-1 et 4-2. Procambium et structure primaire d'une tige feuillée.
4-1. Schéma d'ensemble. – **4.2.** Début de la différentiation vasculaire dans le procambium.
Jeune entre-nœud de sureau (× 270). cc, première cellule criblée ; tr, première trachéide ; pc, procambium ; pa, parenchyme.



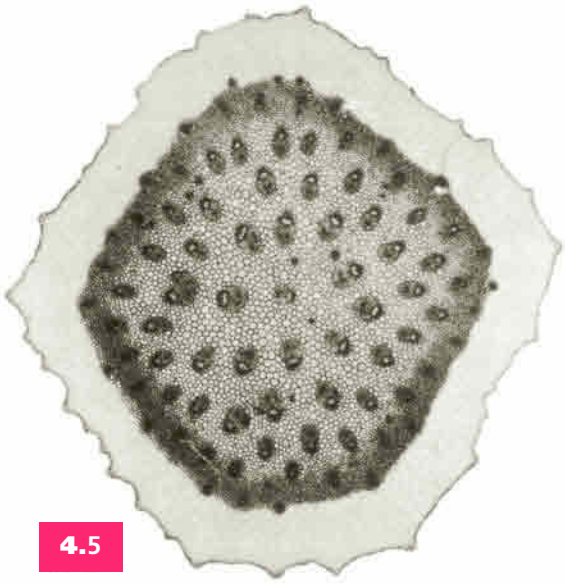
4.3



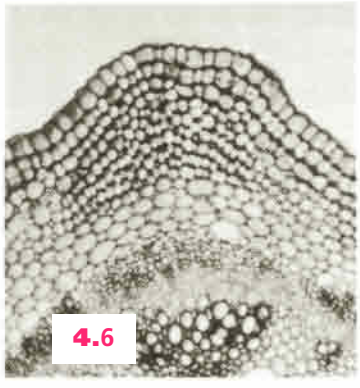




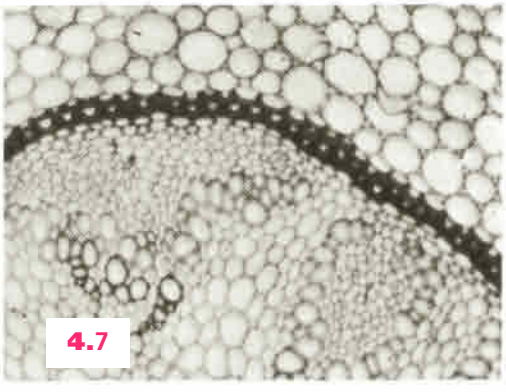
4.4



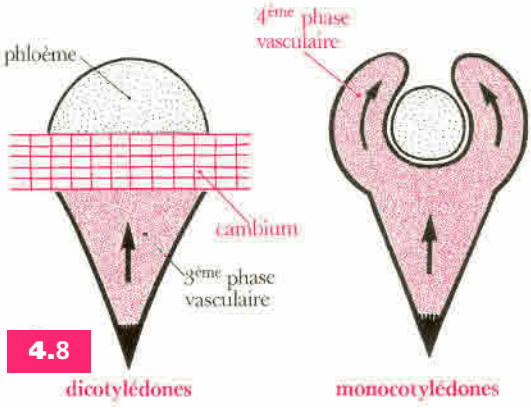
4.5



4.6



4.7



4.8

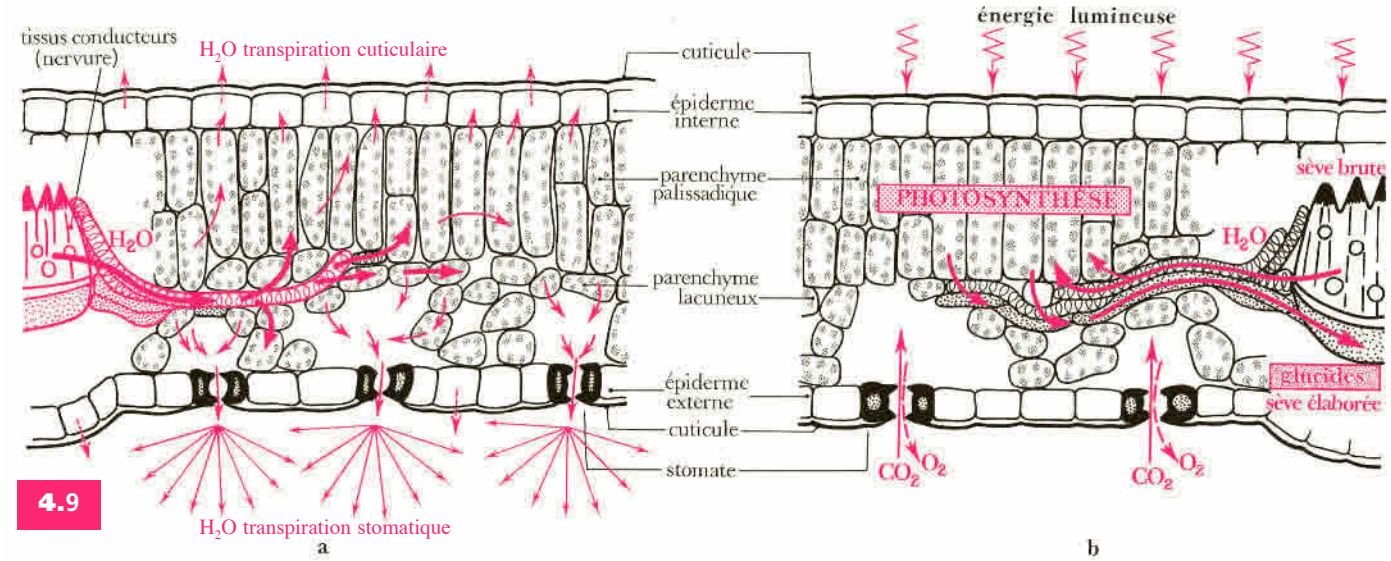
4-3. Différenciation des trachéides dans une jeune feuille. Carotte.
Leur progression est discontinue (flèche) à partir de « foyers de primodifférenciation ».

4-4 à 4-8. Anatomie comparée des tiges de Dicotylédones et Monocotylédones.
4-4. Sureau d'un an (Dicotylédones) avec couronne vasculaire et début de formations secondaires.
4-5. Tige de fragon (Monocotylédones) avec faisceau vasculaire réparti dans tout l'organe et structure exclusivement primaire.
4-6. Détail d'un faisceau conducteur de sureau.
4-7. Détail d'un faisceau conducteur de muguet.
4-8. Schéma d'interprétation.

L'approvisionnement et l'évacuation des métabolites sont assurés par les *nervures* de la feuille. Les plus fines sont abondamment ramifiées et anastomosées dans le limbe. Elles constituent les mailles d'un réseau dont l'établissement est discontinu. Dans les jeunes limbes, il est aisé de voir se différencier les premières trachéides à partir de points épars (*points de primo-différenciation*) puis, de nouvelles trachéides se formant, le réseau se ferme de proche en proche. Les Monocotylédones ont des nervures parallèles d'importance assez semblable. Dans les feuilles de Dicotylédones, au contraire, les faisceaux confluent vers le bas en nervures de taille croissante. Les plus volumineuses et particulièrement la *nervure médiane* ont des tissus de soutien – collenchyme et sclérenchyme – associés aux tissus conducteurs. Le pétiole, dépourvu de limbe, a une structure histologique comparable à celle d'une tige, si ce n'est sa symétrie bilatérale.

L'anatomie du raccord avec la tige (structure nodale) est en général constante pour un espèce et ordinairement pour une même famille. Les faisceaux provenant de la feuille peuvent être suivis sur une certaine hauteur dans la tige (*trace foliaire*). Ils se ramifient et, après un trajet défini, s'associent et se fusionnent avec les faisceaux venu d'autres feuilles.

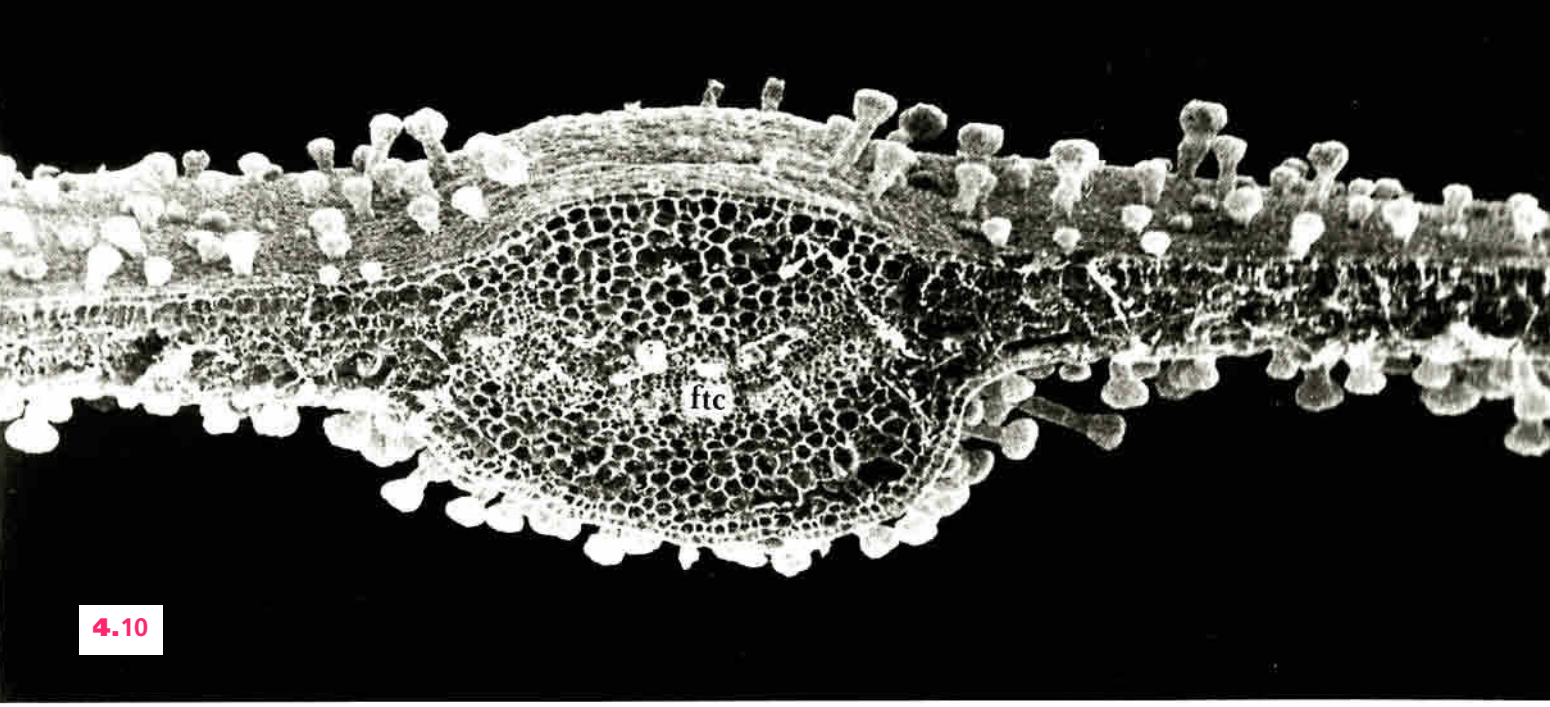
Chez les Dicotylédones, ces faisceaux se répartissent selon un cercle autour de la moelle en formant une *couronne vasculaire*. L'intégration des faisceaux d'une feuille implique une interruption locale de la couronne vasculaire appelée *brèche foliaire*. Chez les Monocotylédones, les segments foliaires sont emboîtés et les faisceaux ont une course telle qu'ils apparaissent, en coupe, dispersés dans l'ensemble de la tige. De plus, dépourvus de formations secondaires, les faisceaux conducteurs des Monocotylédones ont un aspect caractéristique dû à l'apparition d'une phase supplémentaire de l'évolution vasculaire (4e phase ou *phase concentrique*) au cours de laquelle les vaisseaux entourent les cordons de phloème.



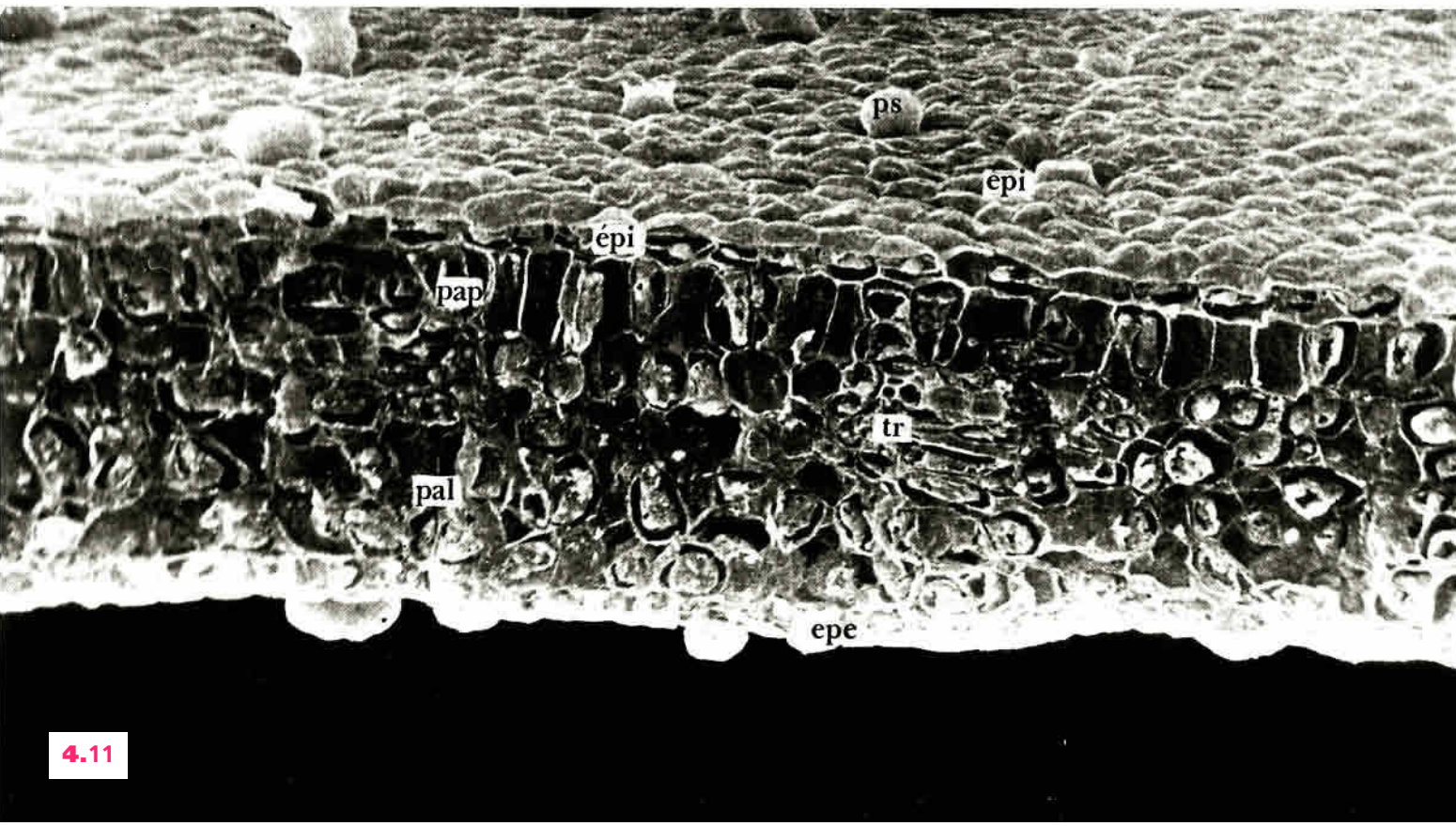
4.9

4-9. Transpiration (a) et assimilation chlorophyllienne (b) dans le limbe d'une feuille épanouie et éclairée.
La transpiration est le « moteur » du flux d'eau dans la plante dont le courant ascendant constitue la sève brute. En été, un hectare de forêt transpire 30 tonnes d'eau par jour.

De même que sa taille, la durée de la vie de la feuille est limitée. Après une période variable de végétation, les cellules foliaires entrent en sénescence puis dégénèrent et l'*abscission* se produit à la base du pétiole. Alors, seule persistera la tige qui, au départ, était apparue comme une dépendance foliaire.



4.10



4.11

4-10 et 4-11. Feuille de lilas.

4-10. Vue d'ensemble du limbe coupé au niveau de la nervure médiane (× 35).

4-11. Détail au niveau des parenchymes assimilateurs (× 250). En surface, on distingue les cellules de l'épiderme interne ou supérieur, **épi,** et des poils sécréteurs, **ps.** En coupe : **épe,** épiderme externe ou inférieur ; **ftc,** faisceau de tissus conducteurs ; **pal,** parenchyme lacuneux ; **pap,** parenchyme palissadique ; **tr,** trace d'une nervure latérale.

5 Tissus primaires

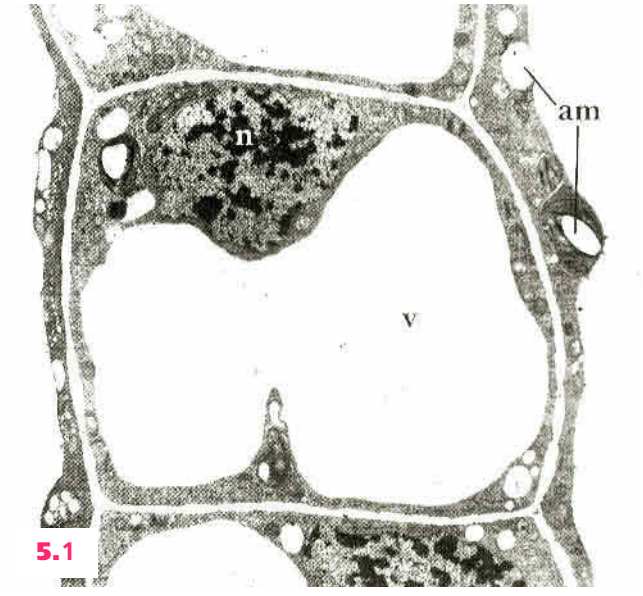
Parenchymes

Relativement peu structurés et simples du point de vue cytologique, ils n'en assurent pas moins des fonctions essentielles à la vie de la plante telles que la photosynthèse et le stockage des réserves.

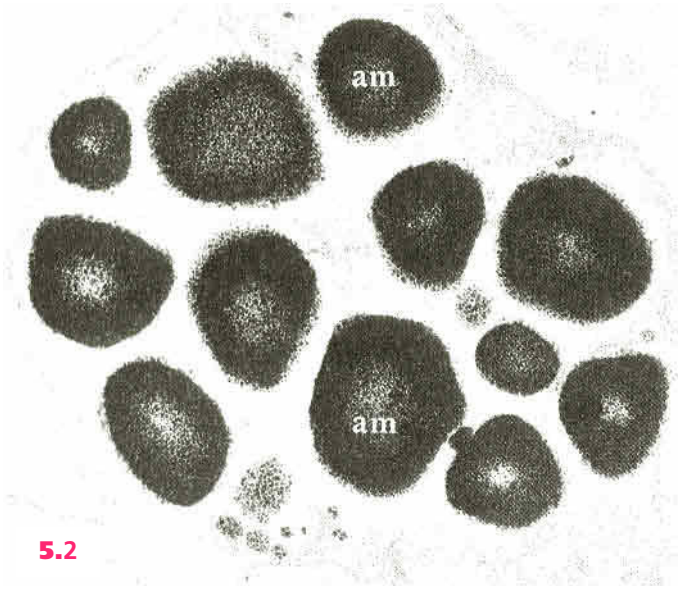
Les cellules parenchymateuses ont une organisation qui est souvent proposée comme exemple « typique », « moyen » de cellule végétale. Chacune est pourvue d'une vacuole qui dépasse 80 % du volume cellulaire. Le noyau et les organites cytoplasmiques habituels (dictyosome, réticulum endoplasmique, etc.) sont présents mais sans caractères particuliers. Des gouttelettes lipidiques et des cristaux protéiques ne sont pas rares dans le hyaloplasme. La densité des ribosomes et des polysomes décroît tandis que le cytoplasme s'hydrate avec l'âge. Les parois des parenchymes sont minces et traversées par de nombreux plasmodesmes. Les échanges gazeux y sont intenses et assurés par un réseau de méats très développé (parenchyme lacuneux ou *aérenchyme*). Les mitochondries sont nombreuses et pourvues de crêtes abondantes. La spécialisation porte essentiellement sur l'évolution des **plastes**.

Les **parenchymes chlorophylliens** se trouvent dans les organes aériens – surtout dans le limbe des feuilles. Ils sont pigmentés en vert par d'abondants et volumineux **chloroplastes** lenticulaires qui sont pourvus d'un système de thylakoïdes d'autant plus abondants que l'organe est bien éclairé. La lumière qui est nécessaire au déroulement de la photosynthèse, l'est aussi à la structuration même du plaste : à l'obscurité le système membranaire ne se forme pas ou disparaît. Dans les tissus vivants, il est aisé de voir que le cytoplasme est le siège d'un mouvement actif (*cyclose*) qui brasse les organites et les déplace dans tous les territoires cellulaires.

Les **parenchymes amylifères** ou **parenchymes de réserves** sont abondants dans les organes souterrains (racine, rhizome). La moelle des tiges est en général constituée par un parenchyme amylifère. Les plastes ne sont pas



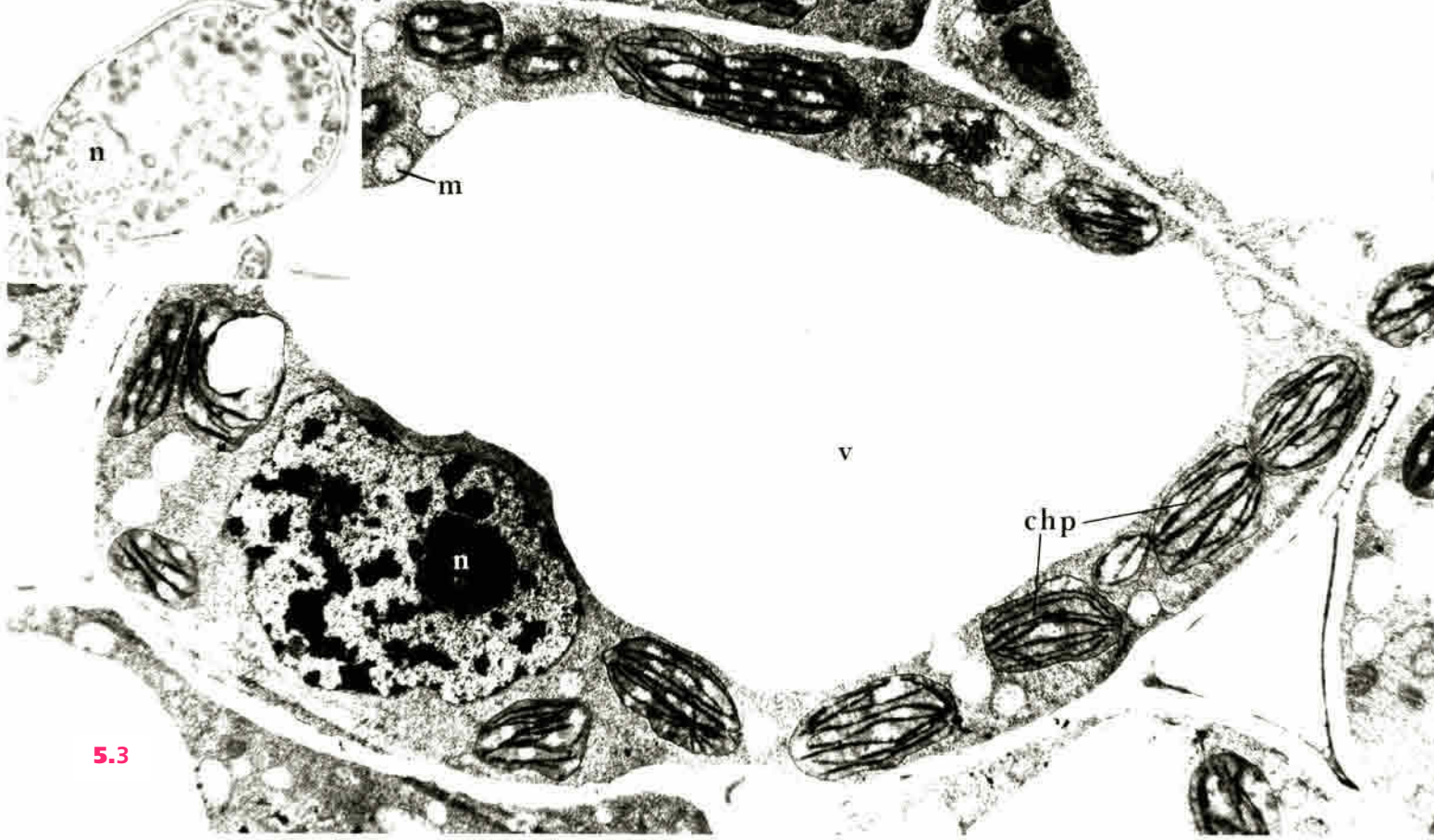
5.1



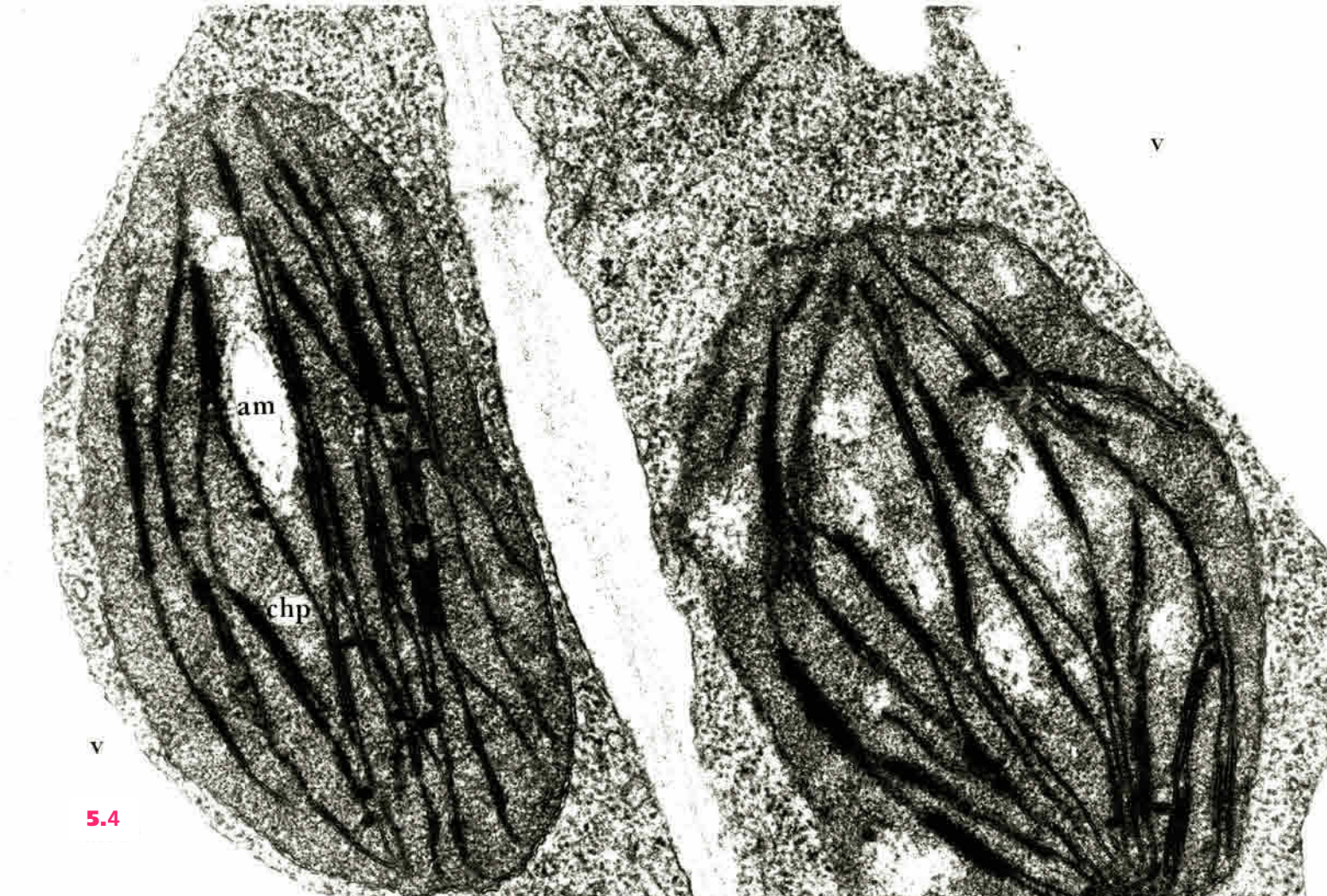
5.2

5-1 et 5-2. Parenchyme amylifère. Racine de pois.
5-1. Vue d'ensemble d'une cellule de l'écorce (× 2 700). – **5-2.** Un amyloplaste, **am**, après un test des polysaccharides (× 28 000).

5-3 et 5-4. Parenchyme chlorophyllien. Feuille de pois.
5-3. Vue d'ensemble d'une cellule du mésophylle (× 5 200) (en encart : *in vivo*) **m**, mitochondrie ; **n**, noyau ; **v**, vacuole. – **5-4.** Chloroplaste, **chp**, dans le cytoplasme pariétal (× 37 000).



5.3



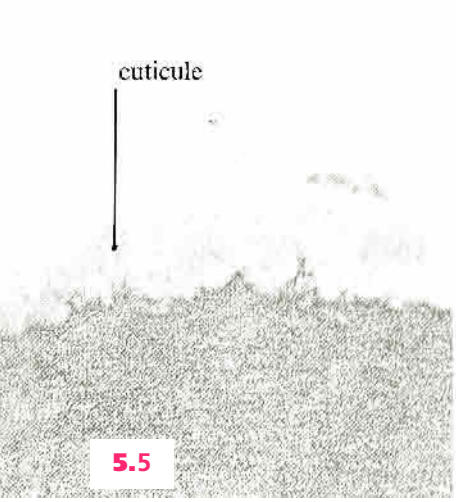
5.4

pigmentés et leur système membranaire est réduit. Ils élaborent de volumineux grains d'amidon dans leur stroma à partir des produits de la photosynthèse des organes aériens ; ils mobilisent et restituent ces réserves ultérieurement lors des reprises de la végétation.
Dans les parenchymes de fruits et de fleurs, les plastes subissent souvent une évolution particulière et accumulent des pigments caroténoïdes **(chromoplastes)** qui colorent l'organe en jaune ou orange.
Enfin de nombreuses cellules de type parenchymateux sont associées aux tissus conducteurs (parenchymes vasculaires et parenchymes phloémiens).
Relativement peu structurées, les cellules de parenchyme apparaissent encore proches de l'état méristématique. Sous l'influence de divers stimulus, ce sont les cellules du corps de la plante adulte qui peuvent le plus facilement modifier leur spécialisation initiale et se transformer en un autre type cellulaire ou entrer en division et revenir à un état indifférencié.

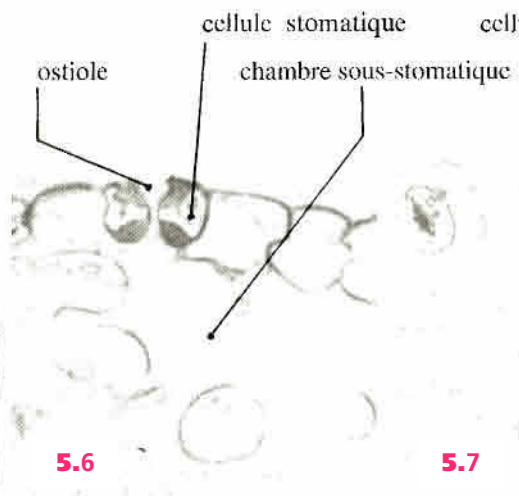
Épiderme

L'épiderme est une assise continue de cellules qui recouvre les rameaux feuillés (tiges et feuilles) et fournit une protection contre la dessication et les agressions extérieures de toutes sortes (parasites…) tout en permettant et en réglant les échanges gazeux avec l'atmosphère. Il comporte des **cellules de revêtement** et les **cellules stomatiques**. Suivant les espèces, ces dernières sont parfois entourées de *cellule annexes* formant transition avec les cellules épidermiques. Fréquemment il existe, en plus, des émergences uni ou pluricellulaires formant des poils soit protecteurs, soit sécréteurs. Le nombre, la forme, la disposition relative de ces éléments sont variables avec les conditions d'environnement et présentent un caractère spécifique. La densité des stomates est habituellement maximale dans l'épiderme situé sous la face inférieure des feuilles où elle peut atteindre 200 à 300 par mm^2.

L'épiderme provient d'une assise de cellules méristématiques, le **protoderme** qui recouvre les organes en formation et dans laquelle les mitoses se font perpendiculairement à la surface (mitoses anticlines). Au cours de ce *stade primordial*, les mitoses sont banales et augmentent le nombre de cellules constitutives et la surface de

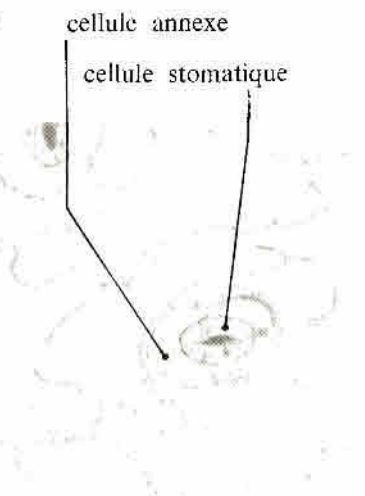


5.5

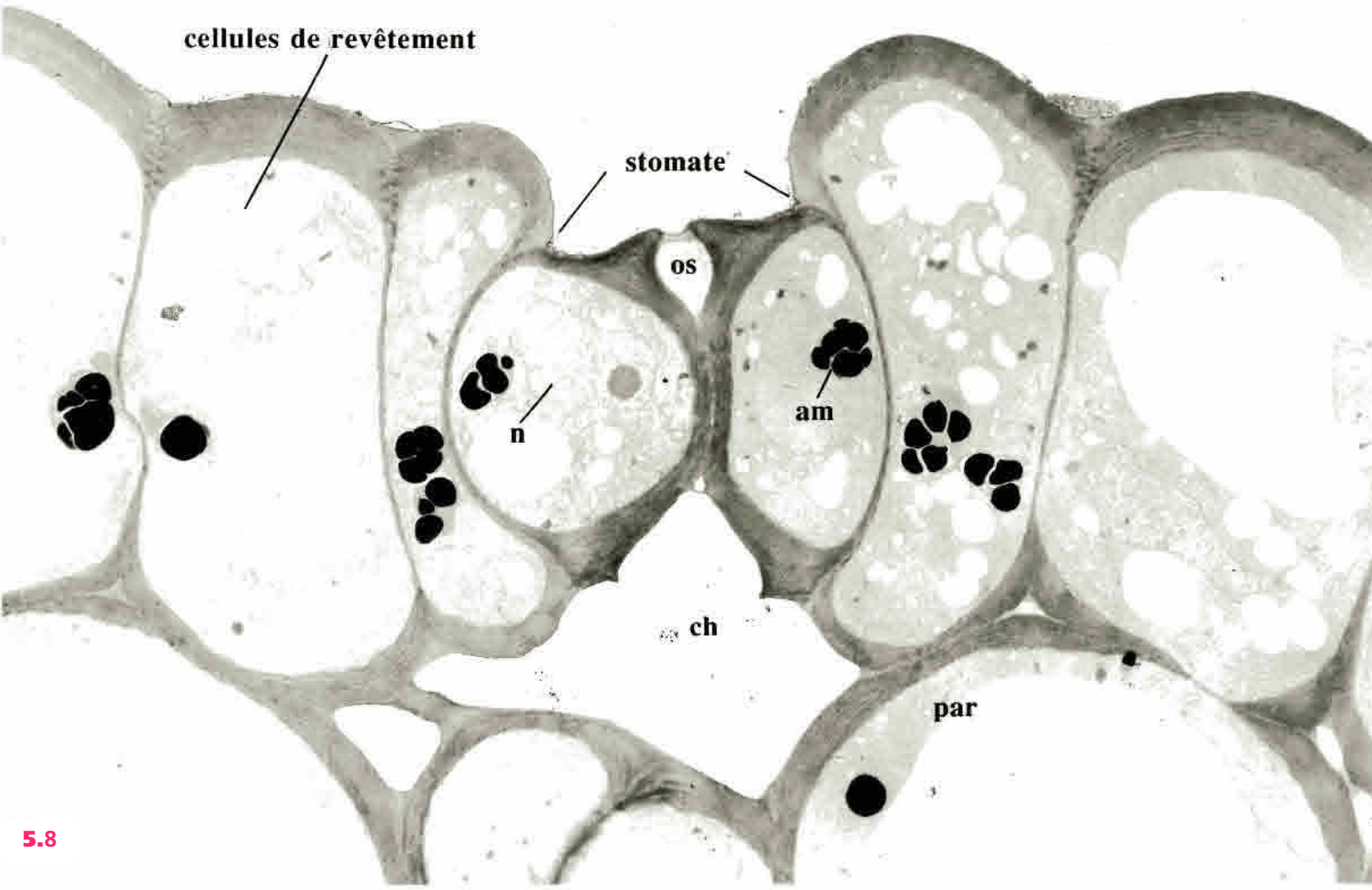


5.6

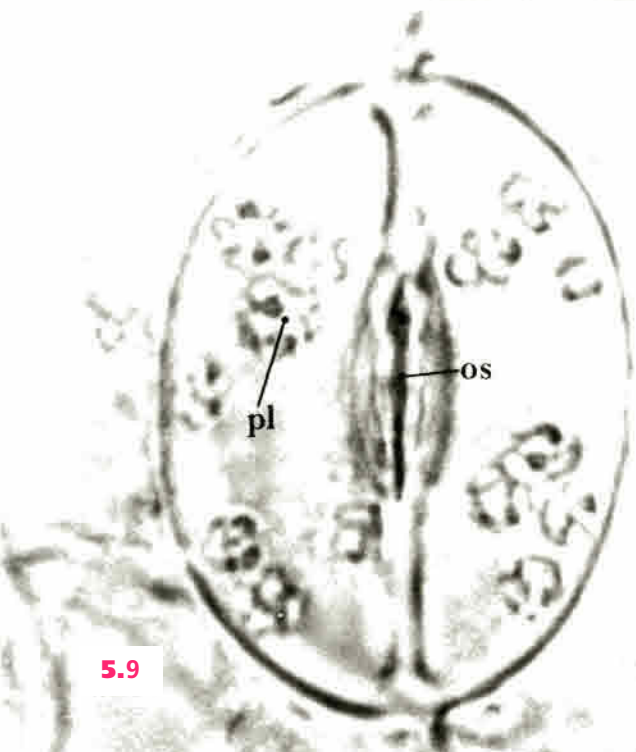
5.7



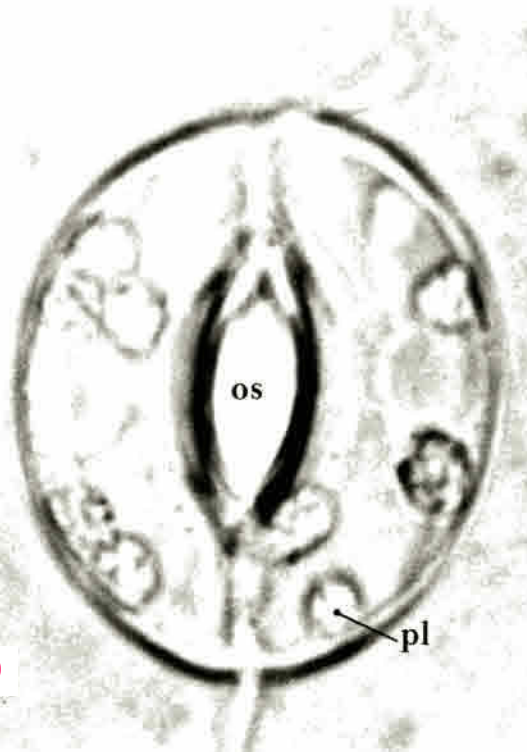
5-5 à 5-7. Épiderme.
5-5. Coupe de la paroi externe montrant la cuticule des cellules de revêtement. Céleri (× 20 000). –
5-6. Coupe au niveau d'un stomate (× 280). – **5-7.** Épiderme vu à plat. Orpin (× 280).
5-8 à 5-10. Stomates (Soja).
5-8. Coupe ultrafine rencontrant une paire de cellules stomatiques. **am**, plaste amylifère. **ch**, chambre sous-stomatique. **n**, noyau et nucléole. **os**, ostiole. **par**, parenchyme. (× 4 000). **5-9 et 5-10.** Même matériel ; stomates vus de face sur le vivant. Fermeture (nuit) et ouverture (jour) de l'ostiole, **os. pl**, plastes. (× 900).



5.8



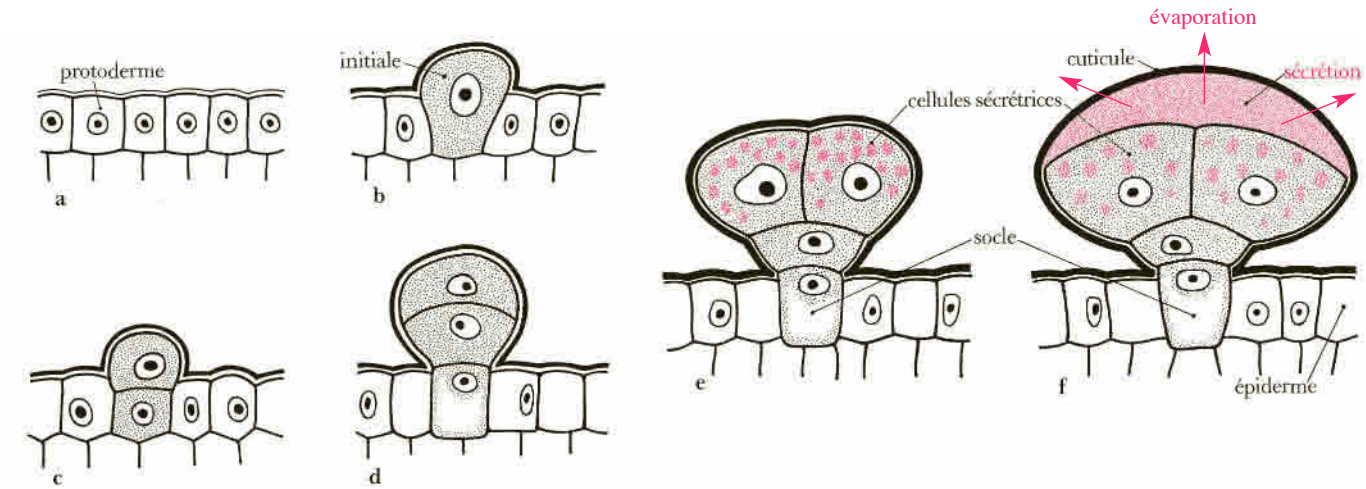
5.9



5.10

l'assise. Ensuite, pendant un *stade transitoire*, des *divisions inégales* apparaissent. Elles produisent chacune un dérivé de grande taille, très vacuolisé, qui est une future cellule épidermique et un dérivé aux caractères méristématiques très marqués. Ce dernier est à l'origine des cellules stomatiques. Cette séquence précise de phénomènes mitotiques se déroule de façon progressive et étalée dans le temps pendant la croissance de l'organe. Elle assure une dispersion régulière des stomates dans l'épiderme.

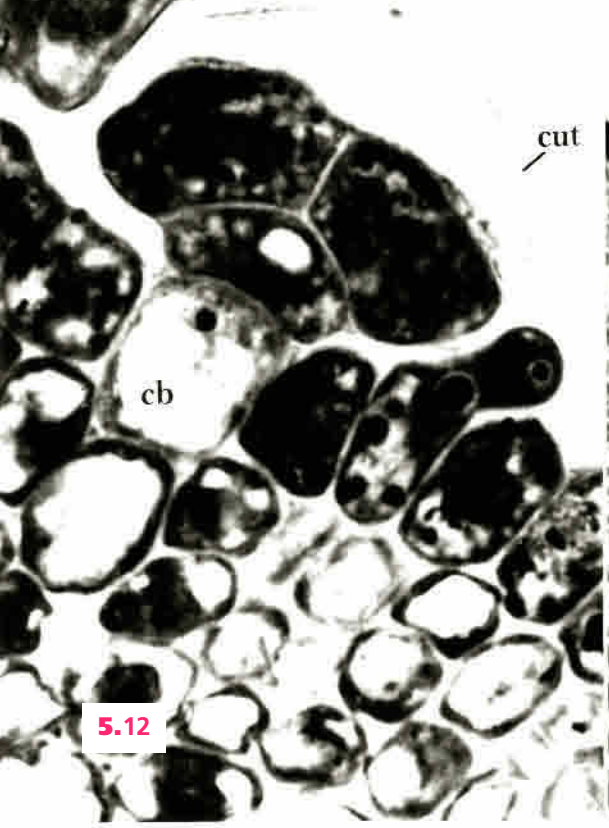
Les dérivés passent alors par un *stade de différenciation*. Les **cellules épidermiques** augmentent encore de taille ; leurs parois deviennent souvent ondulées, ce qui les engrène étroitement. Les caractères cytologiques sont de type parenchymateux, avec des *plastes rudimentaires sans chlorophylle*. Elles sécrètent sur la face externe, en contact avec le milieu, un revêtement ou **cuticule** contenant des dérivés lipidiques très hydrophobes, des **cires** en particulier, qui forment une multitude de projections cristallines rendant la surface non mouillable à l'eau. L'épaisseur de la cuticule est constituée par un réseau de **cutine** (polymères d'hydroxyacides à longues chaînes carbonées) imbibé d'eau et contenant des strates de cire. En atmosphère humide la paroi pectocellulosique et la cuticule qui la recouvre sont hydratées, le réseau de cuticule et de cire est écarté et la diffusion est possible. Par contre si le milieu se dessèche, le réseau hydrophobe se resserre et la cuticule devient imperméable, et forme alors un barrage efficace contre la perte d'eau. L'évolution des **cellules stomatiques** se marque par une structuration particulière de leurs parois communes. Celles-ci se cutinisent et se clivent dans la région mitoyenne, ébauchant ainsi un orifice ou *ostiole* à lèvres épaissies. Vers l'intérieur, l'ostiole communique avec une *chambre sous-stomatique* dans laquelle aboutit le réseau des méats. À la différence des cellules épidermiques, les proplastes se transforment ici en **plastes avec enclave amylifère**. Les cellules stomatiques contrôlent les échanges entre le milieu et la chambre sous-stomatique en modifiant les dimensions de l'ostiole. Ce mouvement est dû aux variations de potentiel hydrique cellulaire. Un faible potentiel provoque une tension et une déformation maximum des parois avec écartement des lèvres cutinisées de l'ostiole. Une augmentation du potentiel interne les rapproche. Ce mouvement de la « valve stomatique » est commandé par plusieurs facteurs qui l'adaptent aux conditions externes et à l'activité interne. La lumière et une faible teneur en CO_2 favorisent l'ouverture. Inversement, la sécheresse et un bilan d'eau déficitaire les ferment. Dans les conditions physiologiques normales, il s'établit ainsi un *rythme quotidien* d'ouverture (diurne) et de fermeture (nocturne) modulé chaque instant par les conditions environnantes.



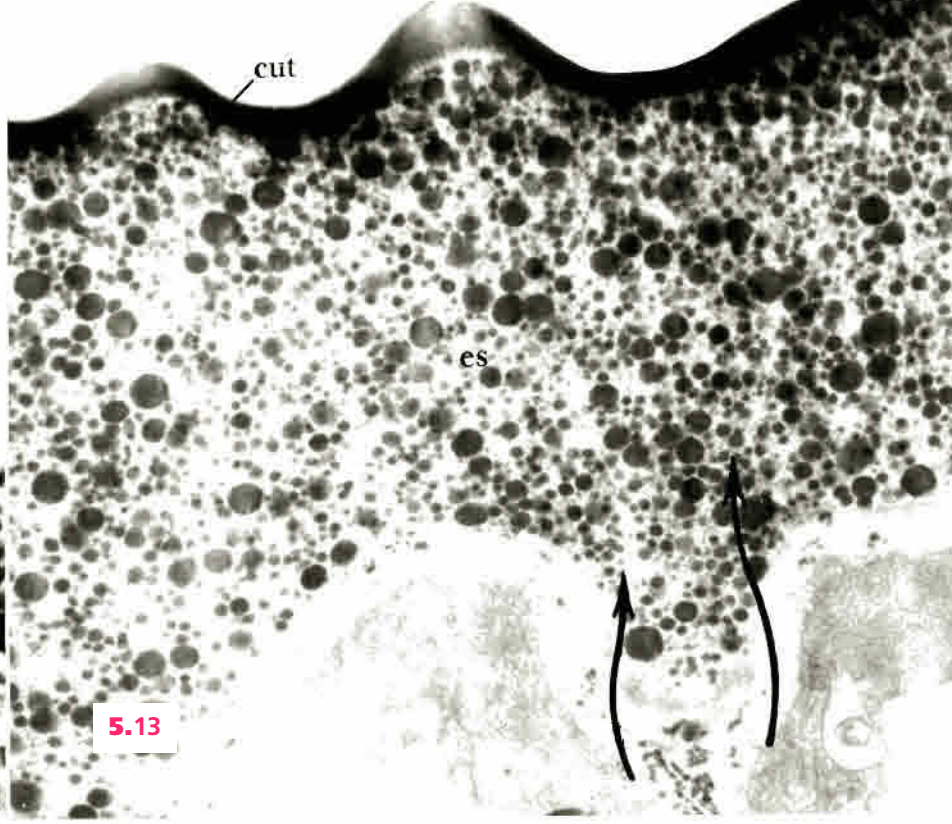
5.11

5-11. Différenciation de poils glandulaires à la surface d'un épiderme. Feuille de lamier.

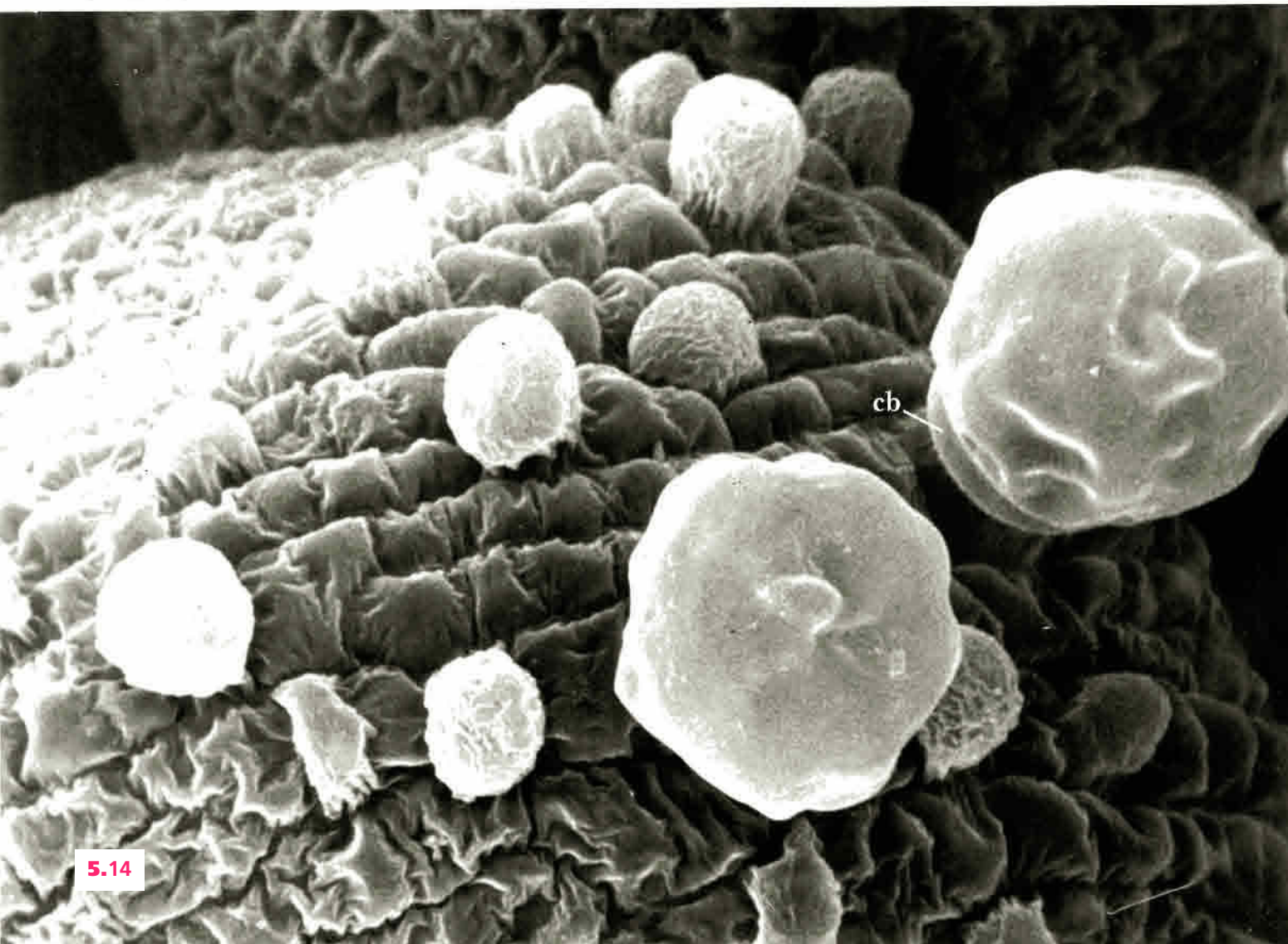
5-12 à 5-14. Poils sécréteurs épidermiques. Feuille de lamier.
5-12. Ensemble en coupe. Remarquer la cavité sous la cuticule, **cut**, où s'accumulent les sécrétions (× 900). – **5-13.** Détail de la cavité sous-cuticulaire contenant les huiles essentielles, **es**, sécrétées (flèches) (× 18 000). – **5-14.** Vue de surface de l'épiderme montrant différents stades de formation (× 900). **cb**, cellule basale.



5.12



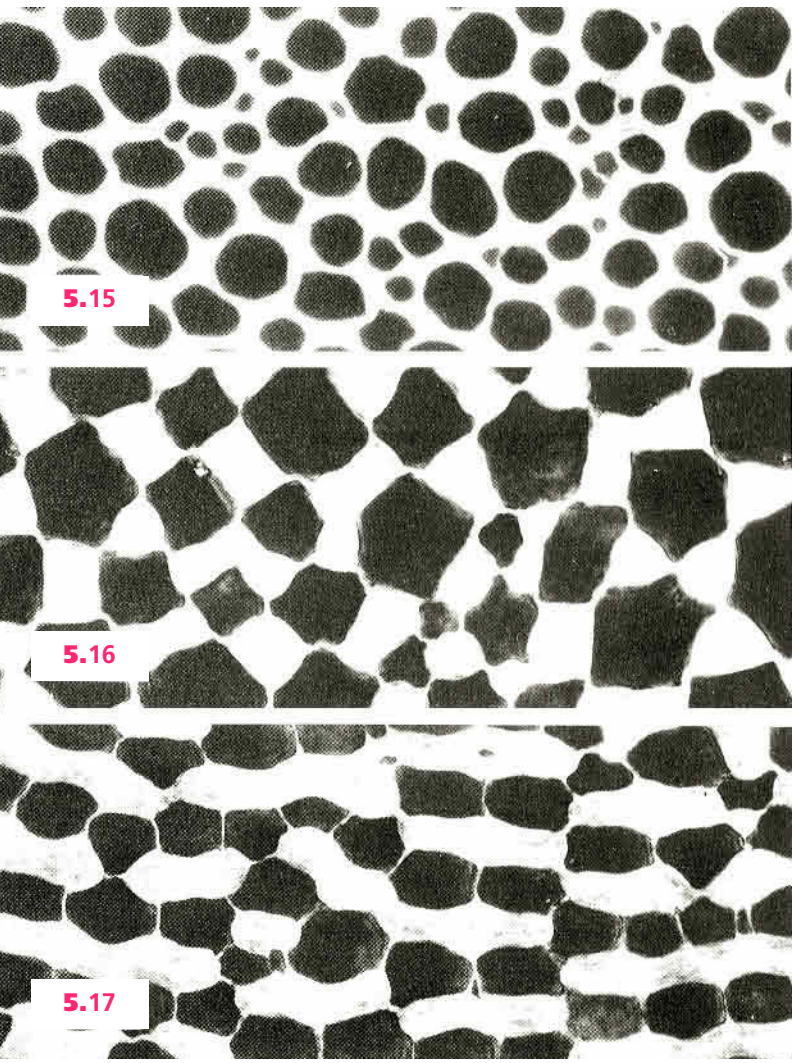
5.13



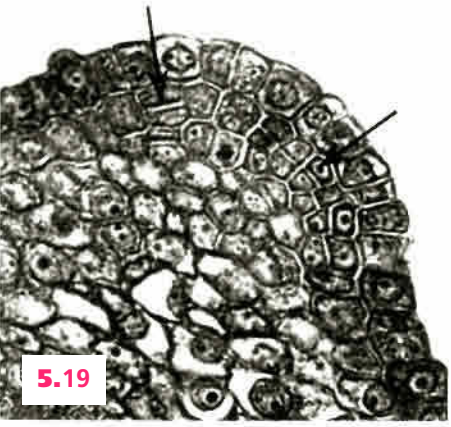
5.14

Collenchyme

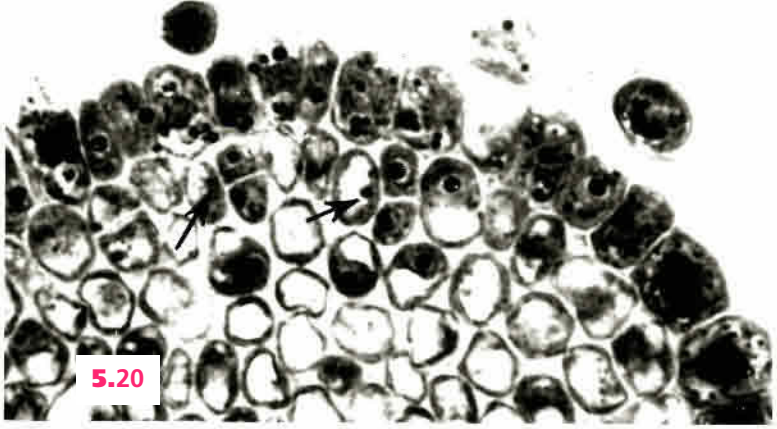
C'est le tissu de soutien des organes jeunes et *en croissance*. Il se forme très précocement en position périphérique, généralement par cloisonnements périclines de cellules *sous-épidermiques*. Il en résulte des cordons de cellules, les **collocytes**, qui sont le siège d'une forte activité de synthèse manifestée par une extension de l'appareil de Golgi. Cette activité conduit à la formation de précurseurs de parois. Celles-ci s'épaississent en restant polysaccharidiques, comme les parois primaires. Elles sont formées de nombreux feuillets concentriques (jusqu'à 50) de fibrilles cellulosiques alternativement parallèles et perpendiculaires à l'axe cellulaire ; cette répétition assure une forte capacité de résistance, en particulier aux tractions. Dans le même temps, les parois restent souples et *plastiques* : lorsque, sous l'influence de régulateurs spécifiques, le réseau de polysaccharides se rompt par places, les couches de fibrilles ont la possibilité de glisser les unes contre les autres. *Résistant, le collenchyme* est en même temps *extensible* et permet l'élongation de l'organe.



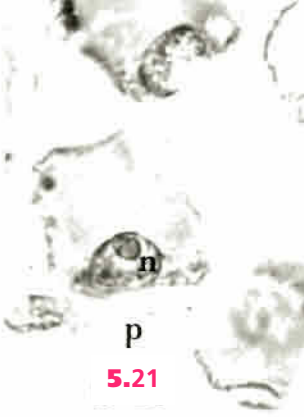
5-15 à 5-18. Paroi du collenchyme (paroi primaire, permettant la croissance cellulaire).
5-15 à 5-17. Forme spécifique d'épaississement de la paroi : colenchyme *annulaire* ou rond (céleri) ; collenchyme *angulaire* (betterave) ; collenchyme *tangentiel* (sureau) (× 800). – **5-18.** Ultrastructure de la paroi épaissie en croissance. Elle est formée de feuillets concentriques à disposition alternativement longitudinale et transversale (flèches) (× 32 000) de lin.



5.19

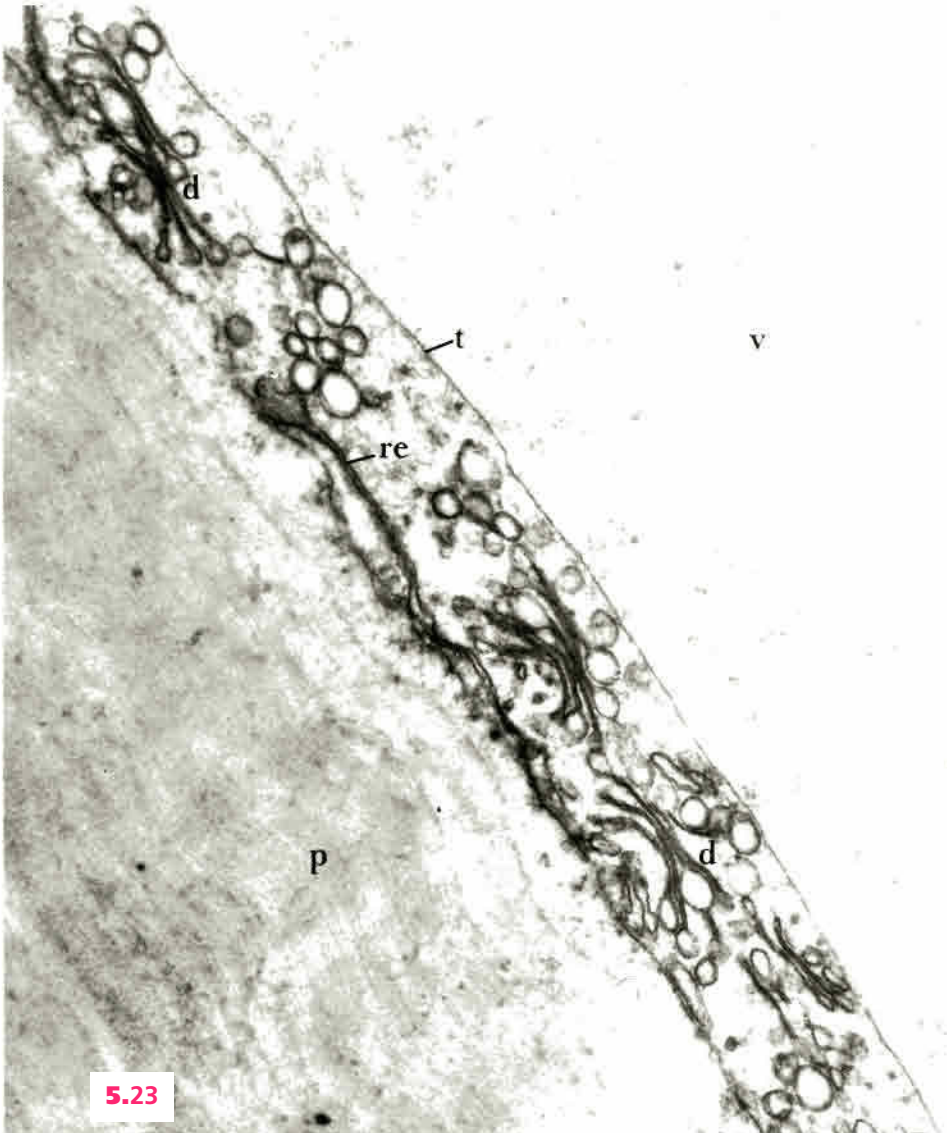


5.20



5.21

5.22



5.23

5-19 à 5-23. Collocytes.

5-19 à 5-20. Mise en place des cellules (délimitation du tissu) par prolifération locale des cellules sous-épidermiques (division péricline, flèches). Tige de ballote (× 800).

5-21. Collocyte en fin de croissance. Coupe transversale. **n,** noyau ; **p,** paroi hypertrophiée (× 1 600).

5-22 et 5-23. Aspect en coupe longitudinale. Cellules longues et étroites comme des fibres. Entre la grande vacuole axiale, **v,** et la paroi épaissie, **p,** le cytoplasme est réduit à une pellicule de moins de un μ d'épaisseur. Il contient des dictyosomes, **d,** très actifs qui produisent les précurseurs de la paroi (× 1 000 ; × 20 000). **n,** noyau ; **t,** tonoplaste ; **re,** réticulum endoplasmique.

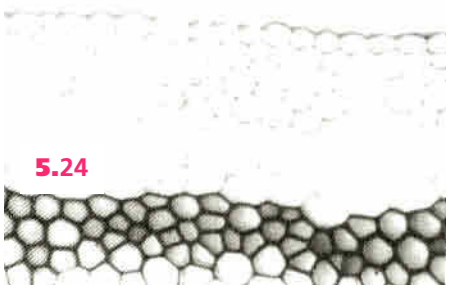
Sclérenchyme

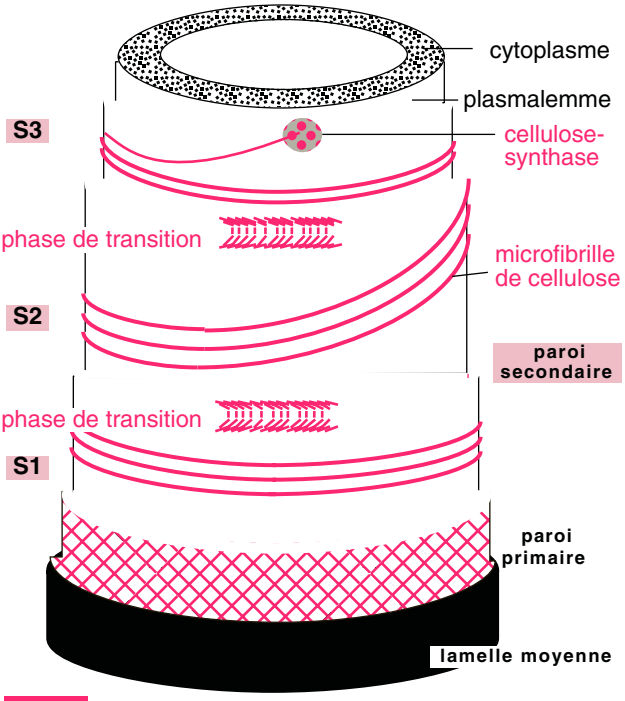
On désigne sous le nom de sclérenchyme, un ensemble assez divers de cellules de soutien ou **sclérocytes** ayant en commun la propriété d'élaborer un type particulier de paroi qui leur confère une grande dureté (certaines sont qualifiées de « cellules pierreuses »).

Lorsque la cellule a cessé de croître, elle ajoute à sa paroi primaire, une *paroi secondaire* constituée de strates de fibrilles de cellulose très serrées. Ces fibrilles ont une inclinaison définie et spécifique qui change rythmiquement ou s'inverse d'une strate à l'autre. Ces parois sont *élastiques* mais *non plastiques* et sont résistantes à la **traction**. Elles peuvent être isolées par digestion de la lamelle moyenne. Certaines espèces fournissent ainsi des textiles de qualité (*lin*) ou des éléments de cordage solide (*chanvre*). Plus ou moins tardivement, l'ensemble se sclérifie, c'est-à-dire qu'il s'imprègne, d'abord au niveau de la lamelle moyenne puis totalement, d'un polyphénol, la **lignine** ; il devient alors complètement inextensible. Les parois sont alors résistantes à la **compression**.

La sécrétion des précurseurs de paroi résulte, comme c'est la règle, de l'activité intense de l'appareil de Golgi et du plasmalemme. Le réticulum endoplasmique est aussi mobilisé, au moins pour le transit des enzymes de synthèse. Il n'est pas rare que les sclérocytes les plus longs (**fibres**) aient une structure coenocytique. Lorsque la sclérification est achevée, noyaux et cytoplasmes dégénèrent.

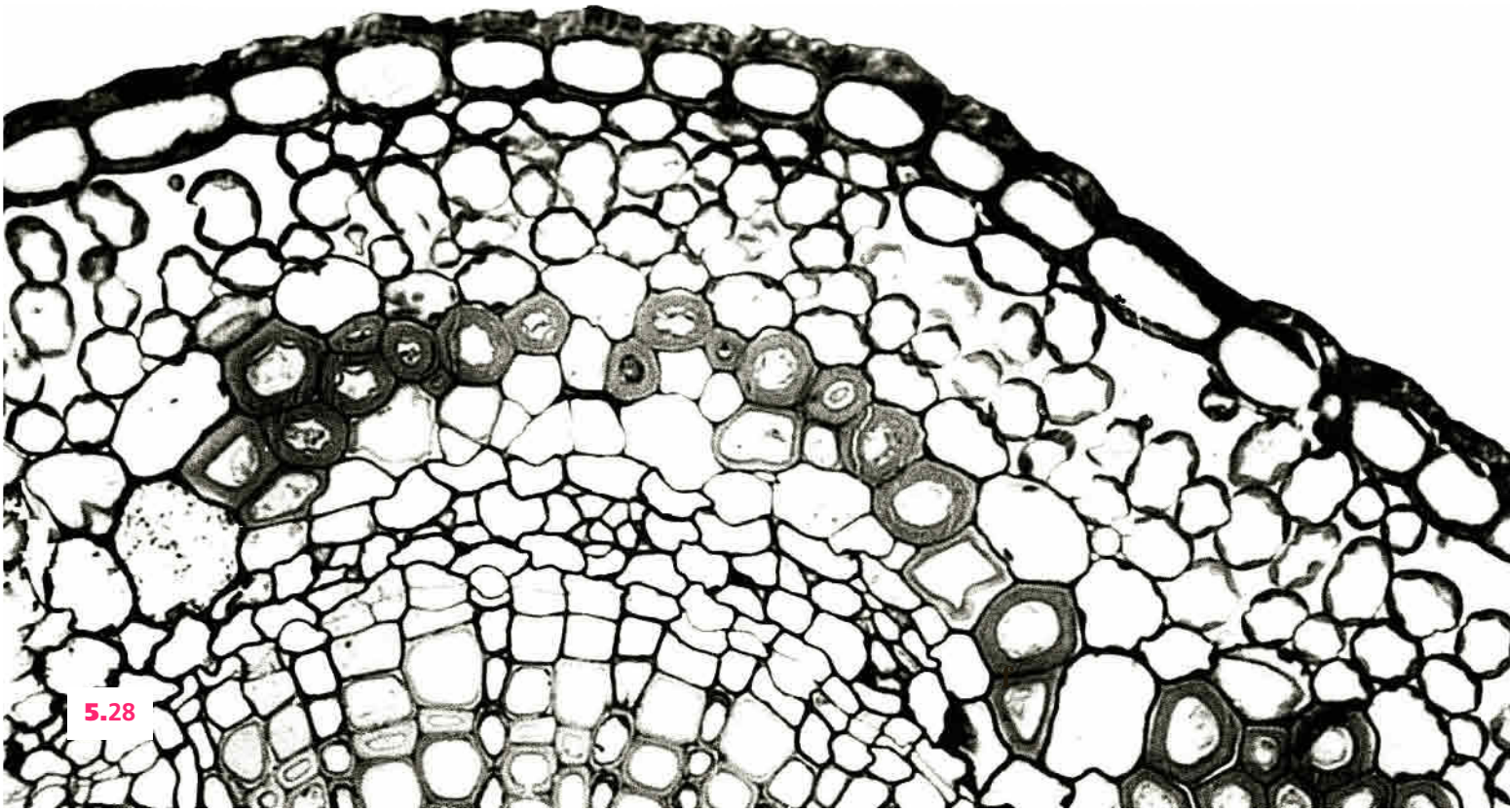
Les sclérocytes sont largement distribués dans les plantes vasculaires. Suivant les cas, ils forment un anneau ou des faisceaux situés plus ou moins profondément dans l'organe. En dehors du bois, ils constituent les territoires les plus durs et coriaces du végétal : téguments, noyaux des fruits, épines et aiguillons des feuilles et des tiges, etc. Ils sont abondants dans les organes adaptés à la sécheresse (xérophytes).





5-24 à 5-27. Sclérenchyme et fibres.

5-24. Tige de bryone. Anneau de cellules lignifiées situé, en profondeur, sous l'épiderme et le collenchyme. Coupe à main levée ; double coloration carmin-vert d'iode (× 180). – **5-25.** Tige de laurier. Faisceau fibreux. Coupe semi-fine (× 600). – **5-26.** Portion de fibre isolée de lin, montrant la texture microfibrillaire (cellulose) de la paroi secondaire. Microscopie électronique à balayage (× 8 000). – **5.27.** Organisation d'une paroi fibreuse de lin.



5-28 et 5-29. Fibres de lin textile.

5-28. Coupe semi-fine de tige pendant la différenciation des fibres, **f**, autour du phloème, **ph** : « remplissage » des cellules par la paroi secondaire cellulosique. (× 450). — **5-29.** Toile de lin vue au microscope électronique à balayage. Tissage par entrecroisement régulier des fils ; ces derniers sont formés par la torsion des parois secondaires des fibres isolées, **f.** (× 80).

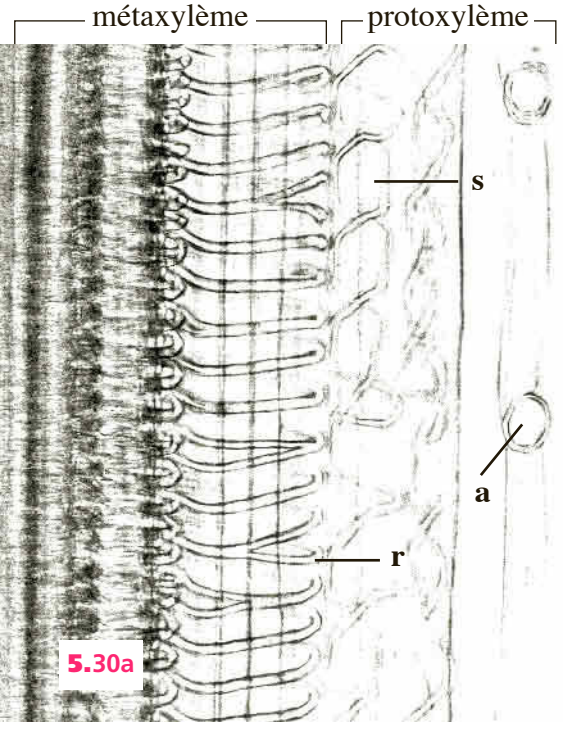
Tissus conducteurs

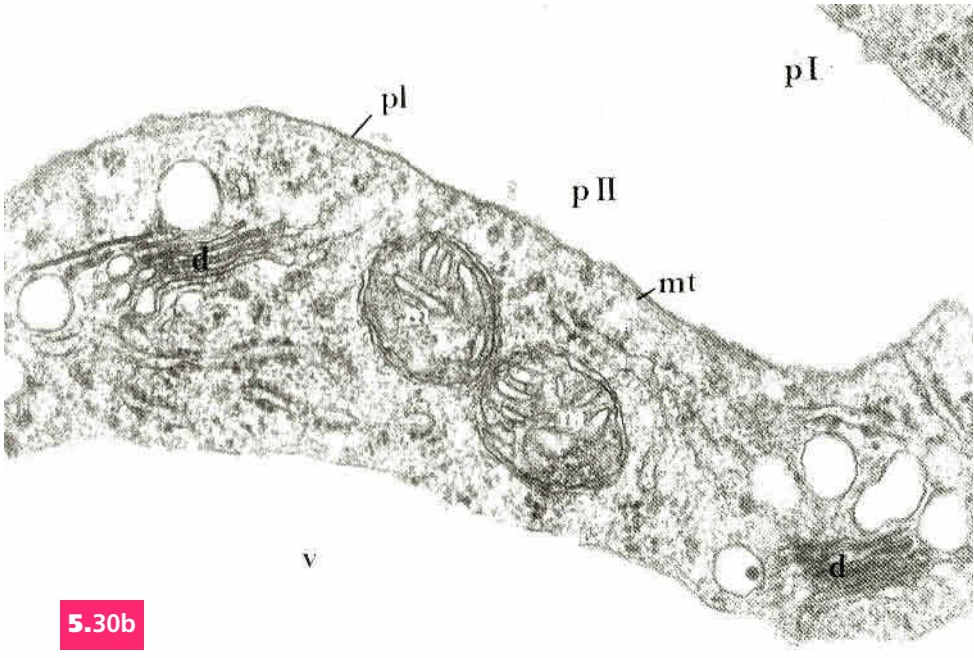
Le **xylème** et le **phloème** sont étroitement associés des points de vue ontogénique, anatomique et physiologique ; ils forment le **système vasculaire** qui assure les corrélations entre les différentes parties de la plante.

a) Le xylème assure le transport de la **sève minérale** ou **sève brute** (solution aqueuse très diluée de sels minéraux puisés dans le sol). Ses éléments caractéristiques sont les **trachéides** et les **vaisseaux**, cellules sclérifiées qui *deviennent fonctionnelles après la résorption complète du protoplasme*. Leurs parois secondaires sont discontinues dans les organes jeunes, ce qui permet un étirement et une croissance. Les ornementations forment une série ontogénique ordonnée très caractéristique (annelée, spiralée, rayée, ponctuée…). Les deux premiers sont capables d'extension et se forment dans les organes jeunes (**protoxylème**) ; les deux suivants se forment après la croissance et constituent le **métaxylème**. Pendant la différenciation, les microtubules semblent par leur disposition, préfigurer l'orientation des dépôts secondaires, ce qui explique qu'on leur attribue souvent un rôle morphogénétique.

Dans les *vaisseaux vrais* des Angiospermes, les parois transversales ne reçoivent pas de dépôts secondaires ; elles sont détruites, digérées par des enzymes cellulolytiques et pectinolytiques sécrétées au niveau du plasmalemme. Il se forme un *tube continu* que les parois longitudinales rigides maintiennent ouvert (voir fig. 5.45 et 5.46).

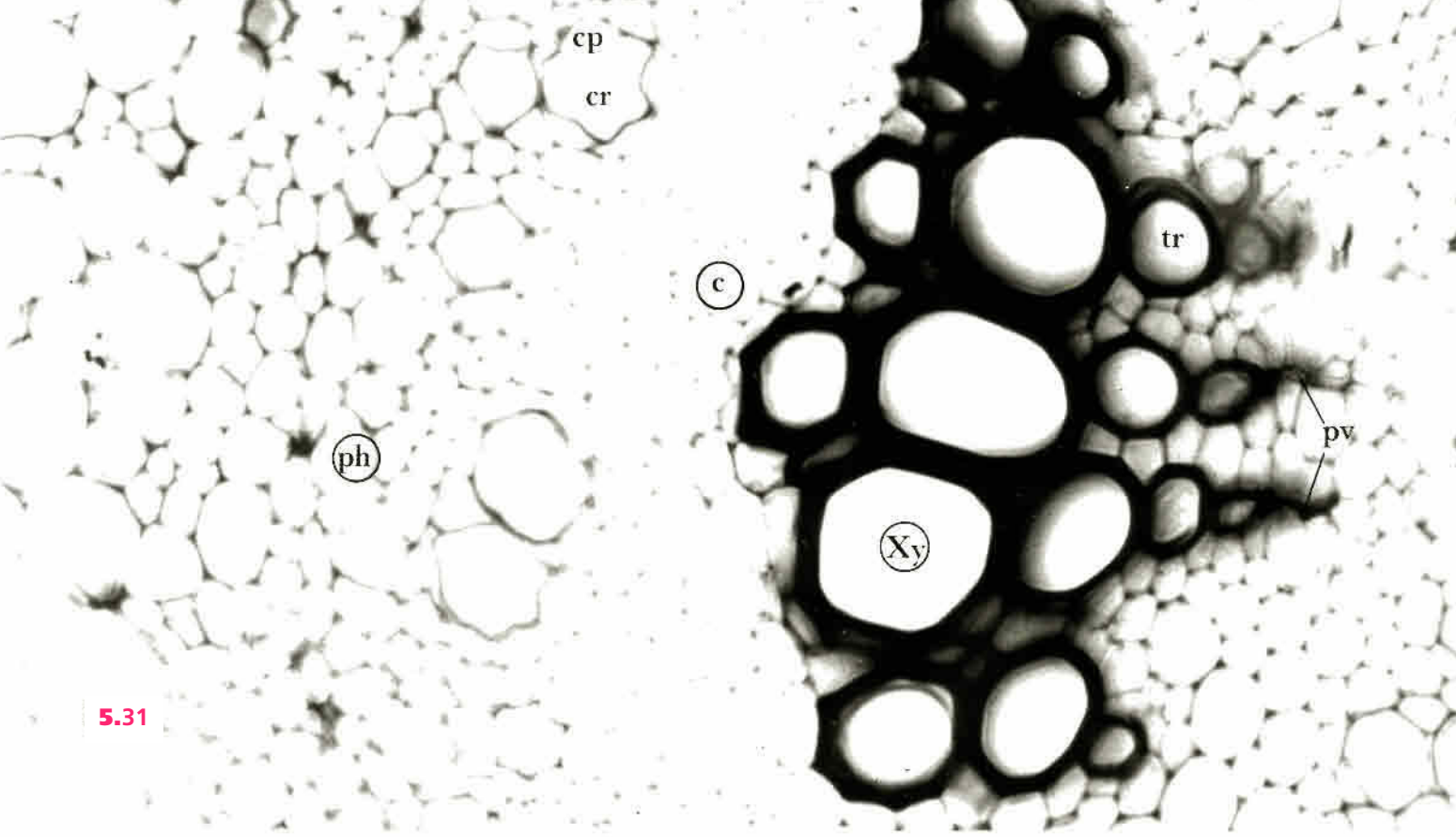
b) Le phloème permet le déplacement de la **sève élaborée**, riche en substances organiques, au moyen de **cellules criblées**. Celles-ci subissent une différenciation très spéciale au cours de laquelle leur noyau est détruit et leurs structures cytoplasmiques se transforment considérablement. Les vacuoles disparaissent par rétraction puis dégénérescence du tonoplaste et un cytoplasme progressivement hydraté prend leur place. Précocement, apparaissent directement dans le hyaloplasme des inclusions denses dont les plus caractéristiques sont de nature protéique : les protéines phloémiennes ou *protéines-P*. Celles-ci diffluent en faisceaux de tubules dans le mictoplasme au fur et à mesure que la cellule s'hydrate.



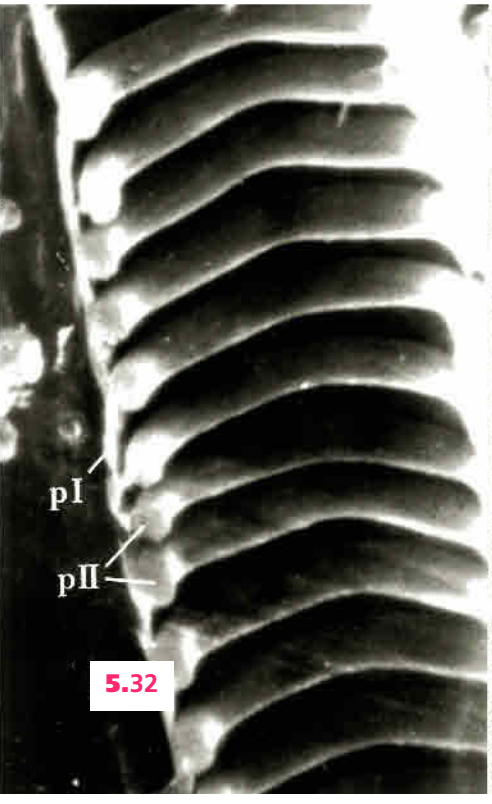


5-30. Xylème. Tige de pois.

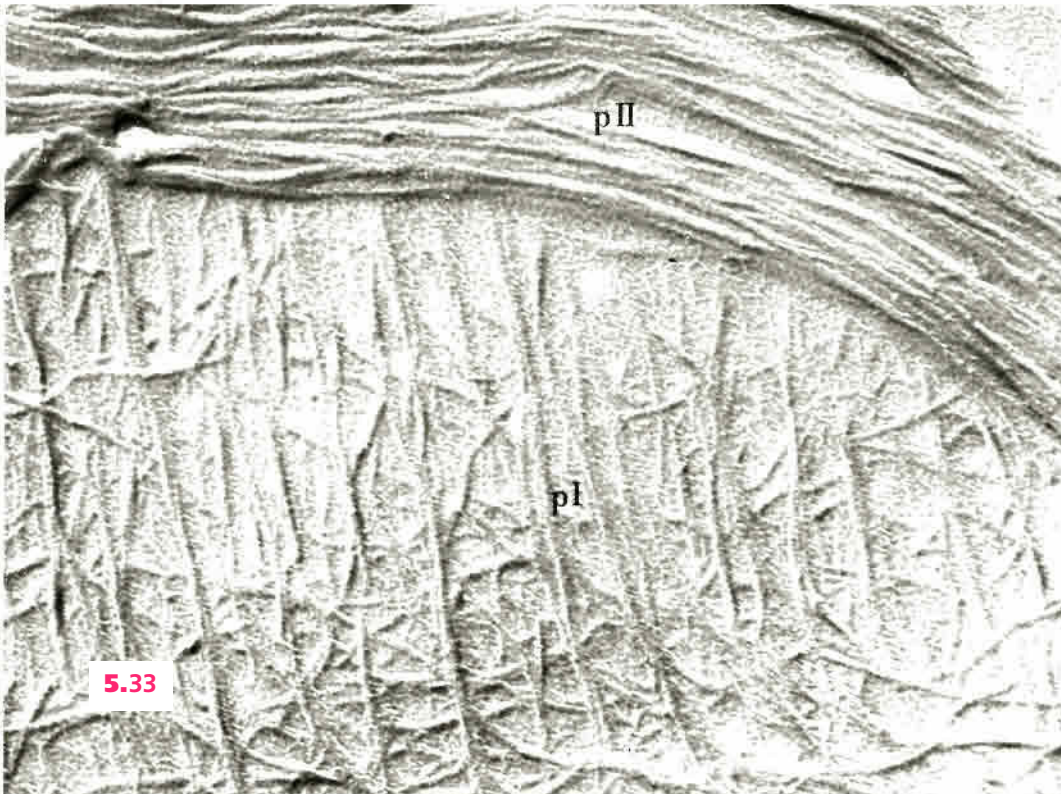
a) Vue du faisceau dans une préparation anatomique montrant des trachéides à ornementation annelée et étirée, **a**, spiralée, **s**, et rayée, **r** (× 160). – **b)** Ultrastructure cytoplasmique pendant l'élaboration des parois secondaires, **pII**, d'une trachéïde annelée. **d**, dictyosome ; **m**, mitochondrie ; **mt**, microtubule , **pl**, plasmalemme ; **v**, vacuole ; **pI**, paroi primaire (× 36000).



5.31



5.32



5.33

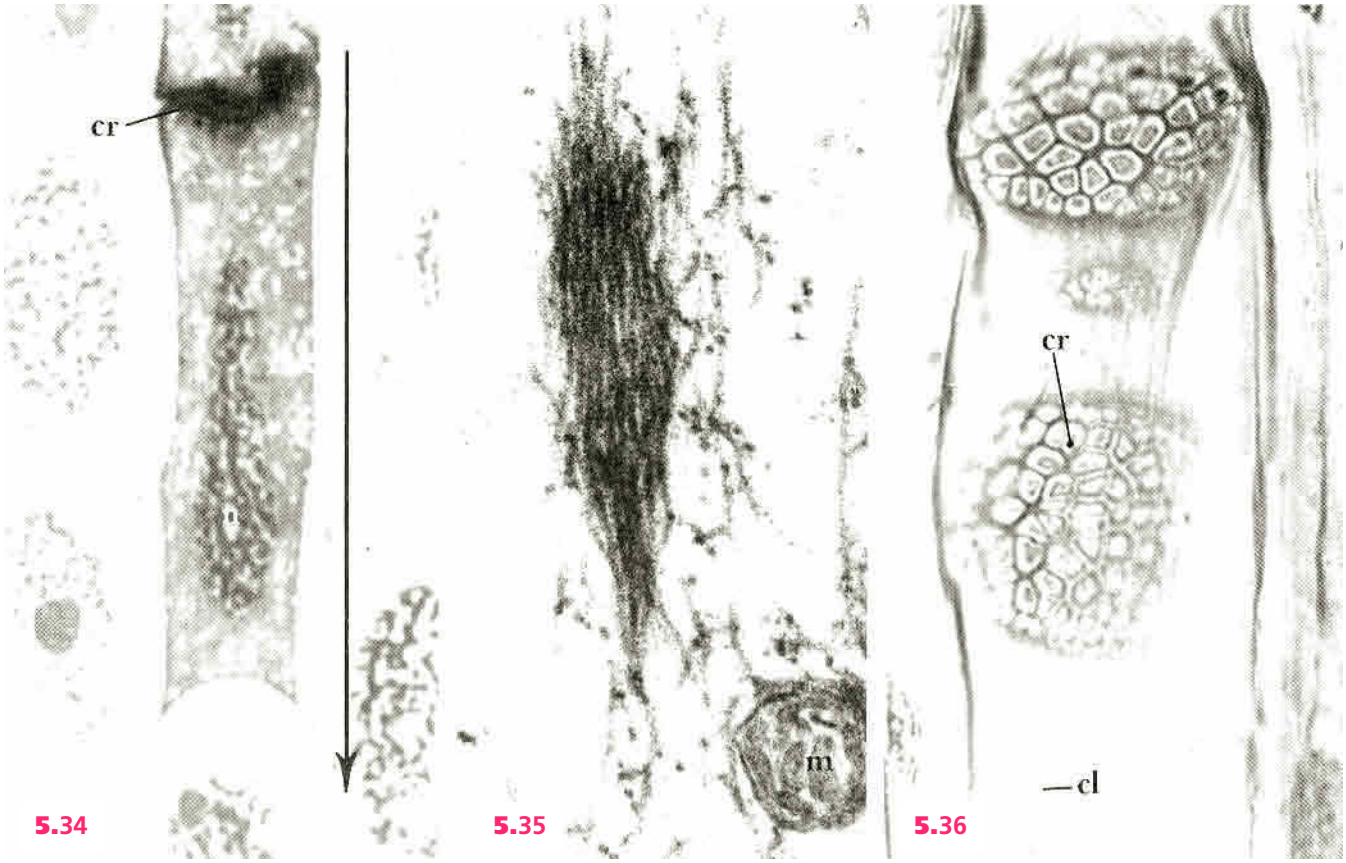
5-31 à 5-33. Faisceau vasculaire de tige.

5-31. Tige de bryone. Coupe transversale (× 160). **ph**, phloème ; **c**, cambium ; **Xy**, xylème ; **cr**, cellule criblée ; **cp**, cellule compagne ; **pv**, pôle vasculaire ; **tr**, trachéïde. – **5-32.** Trachéïde annelée avant l'étirement (sureau) (× 2 800). – **5-33.** Architecture cellulosique d'une trachéïde annelée. Sureau. **pI**, paroi primaire ; **pII**, paroi secondaire (× 22 000).

Les parois qui restent pectocellulosiques se tranforment dans le même temps. Les *parois longitudinales* se chargent en polysaccharides hydrophiles, leur profil interne devient sinueux, et elles prennent un aspect *nacré* bien net sur le tissu vivant. Les *cribles* sont percés après le dépôt de *disques appariés de callose* autour de certains plasmodesmes, principalement ceux situés sur les *parois transversales*. Des *nappes de réticulum endoplasmique* participent à l'élaboration de ces disques tandis que des *apports golgiens* épaississent les barreaux qui les séparent.

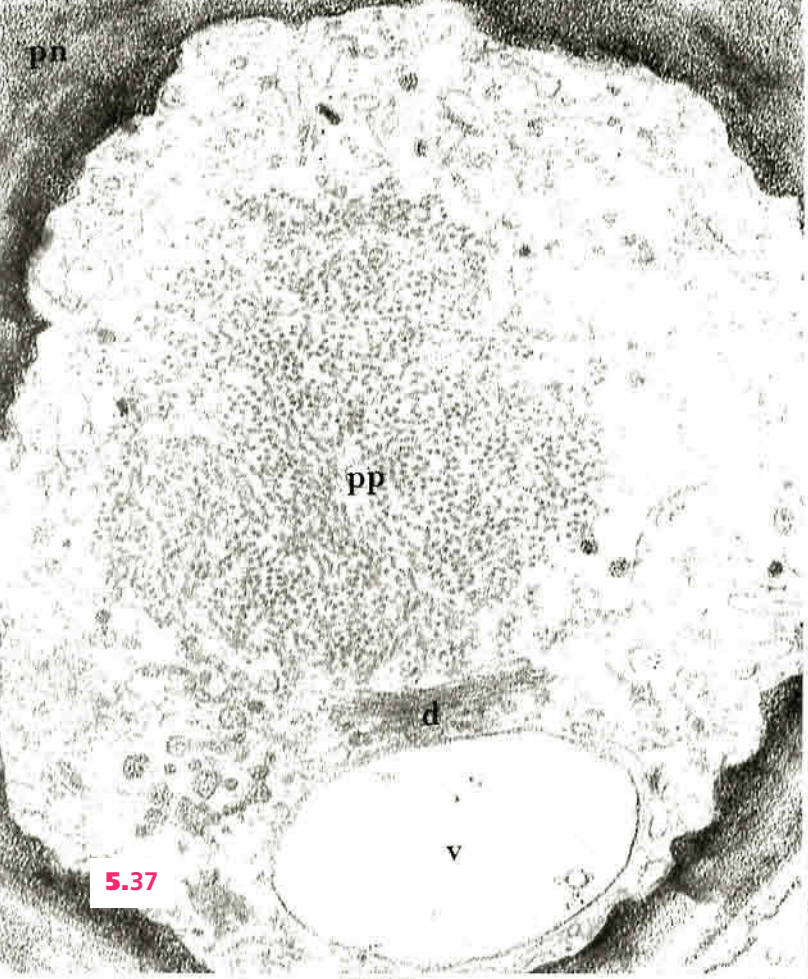
Après résorption de la callose, de larges pores font communiquer les cellules. À maturité, la cellule criblée ne contient plus guère, dans un hyaloplasme excessivement diluée, que quelques mitochondries, des empilements limités mais caractéristiques du réticulum endoplasmique, un petit nombre de plastes à amidon granulaire et les protéines-P dispersées ; toutefois le *plasmalemme* persiste intact et témoigne de possibilités d'échanges actifs. Dans les organes pérennants, de nouveaux dépôts de callose constituant des **cals** massifs obturent les cribles pendant le repos hivernal (callose de dormance).

Les cellules criblées des Angiospermes sont pourvues de **cellules compagnes**. Cellule criblée et cellule compagne proviennent de la même cellule-mère qui a subi une mitose inégale. Les produits de cette division ont une évolution radicalement différente : alors que la cellule-fille la plus grande s'hydrate considérablement et se transforme en élément criblé, la plus petite reste très dense et garde des caractères méristématiques prononcés.

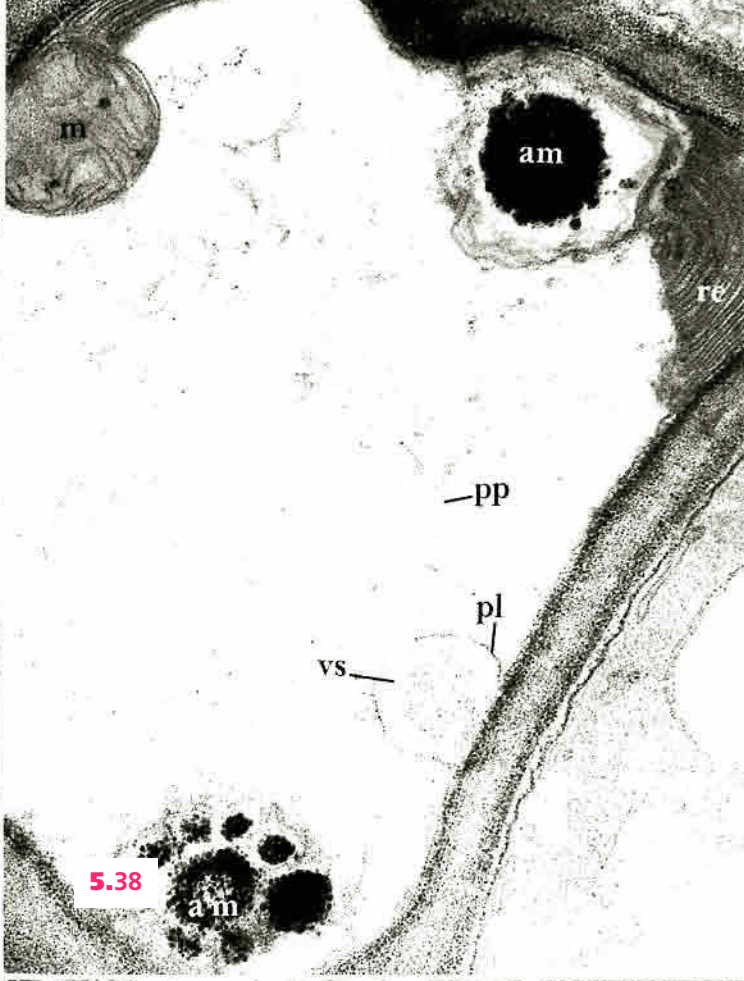


5.34 5.35 5.36

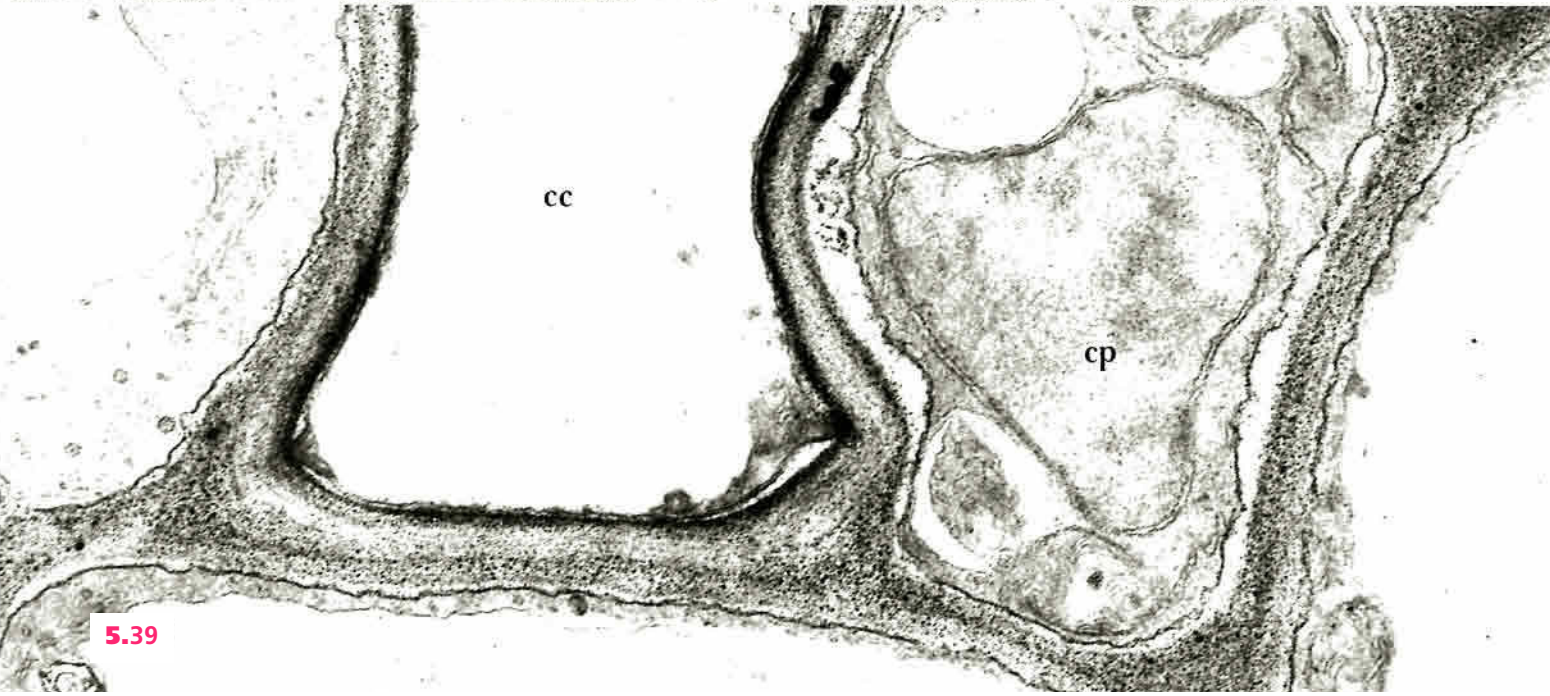
5-34 à 5-36. Cellules criblées en formation.
5-34. Début de différenciation. Remarquer la *polarité* (flèche) et les condensations du cytoplasme au niveau du futur crible ; **cr**, racine de maïs (× 1 400). **n**, noyau. – **5-35.** Tubules de *protéines-P*. Tige de lamier ; **m**, mitochondrie (× 38 000). – **5-36.** Crible dans une cellule adulte. Tige de bryone. On distingue les manchons de callose autour de chaque pore ; **cl**, crible latéral (× 160).



5.37

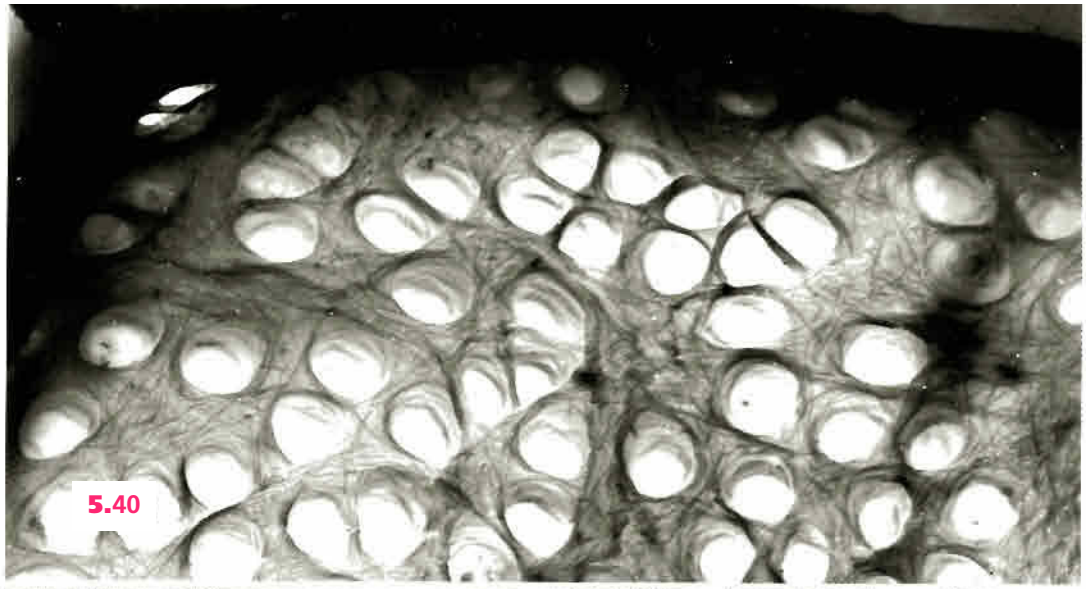


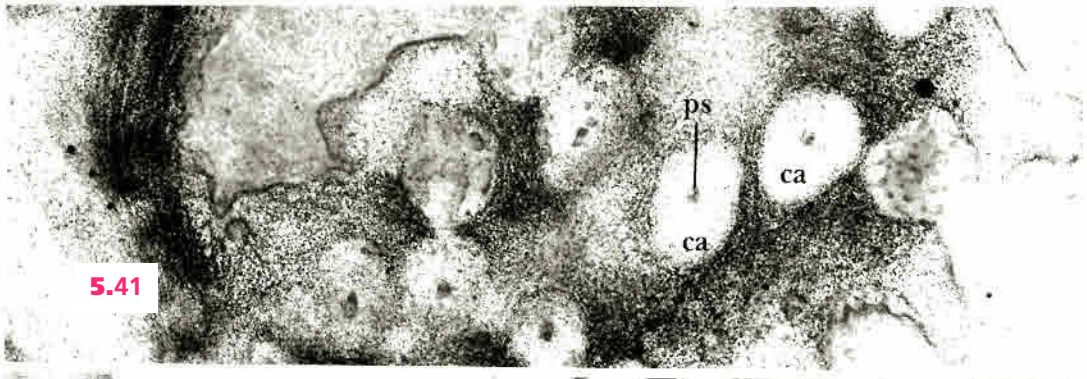
5.38

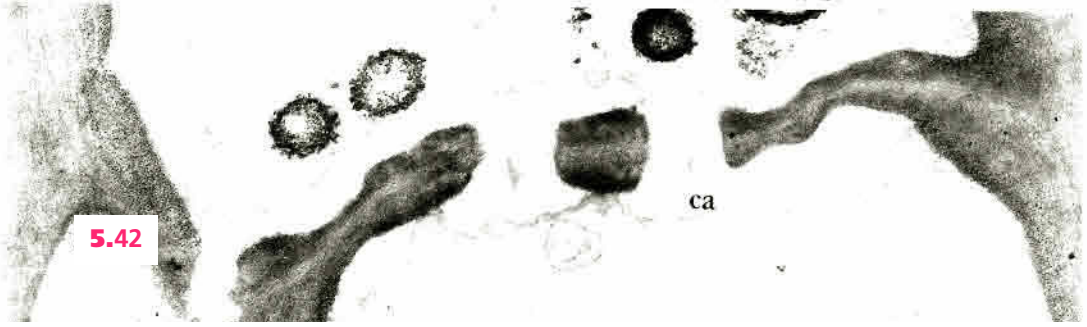


5.39

5-37 à 5-39. Ultrastructure de cellules criblées en différenciation. Tige de ballote.
5-37 et 5-38. Stades successifs (× 38 000). – **5-39.** *Cellule criblée*, **cc,** et *cellule compagne*, **cp,** achevées.
Remarquer l'opposition entre les caractères très hydratés et dégénérescents de l'une et l'aspect très méristématique de l'autre (× 25 000). **am,** plaste amylifère ; **d,** dictyosome ; **m,** mitochondrie ; **pp,** protéines-P ; **re,** réticulum endoplasmique modifié ; **pl,** plasmalemme ; **pn,** paroi nacrée ; **v,** vacuole ; **vs,** vésicule sécrétrice.

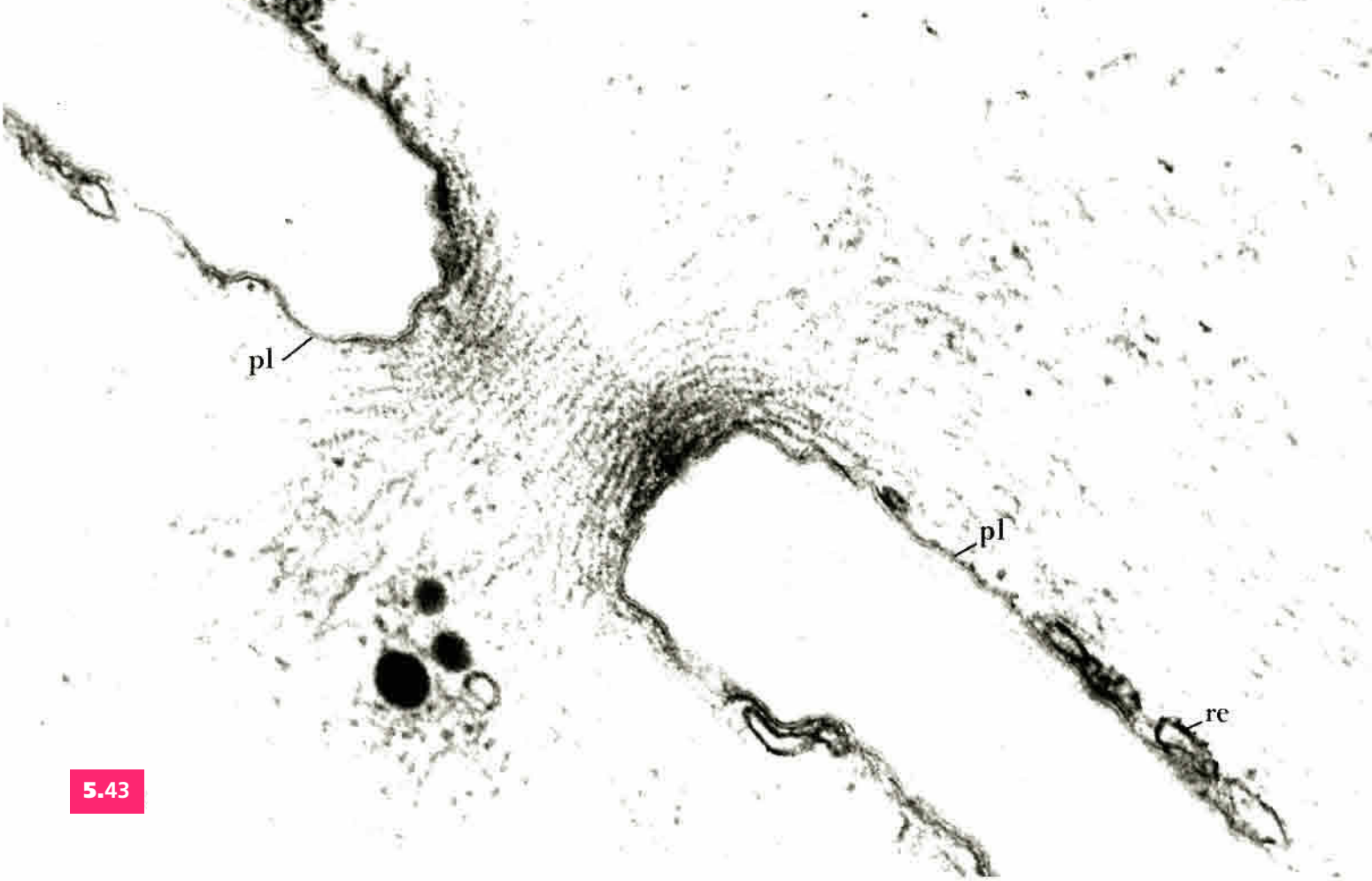




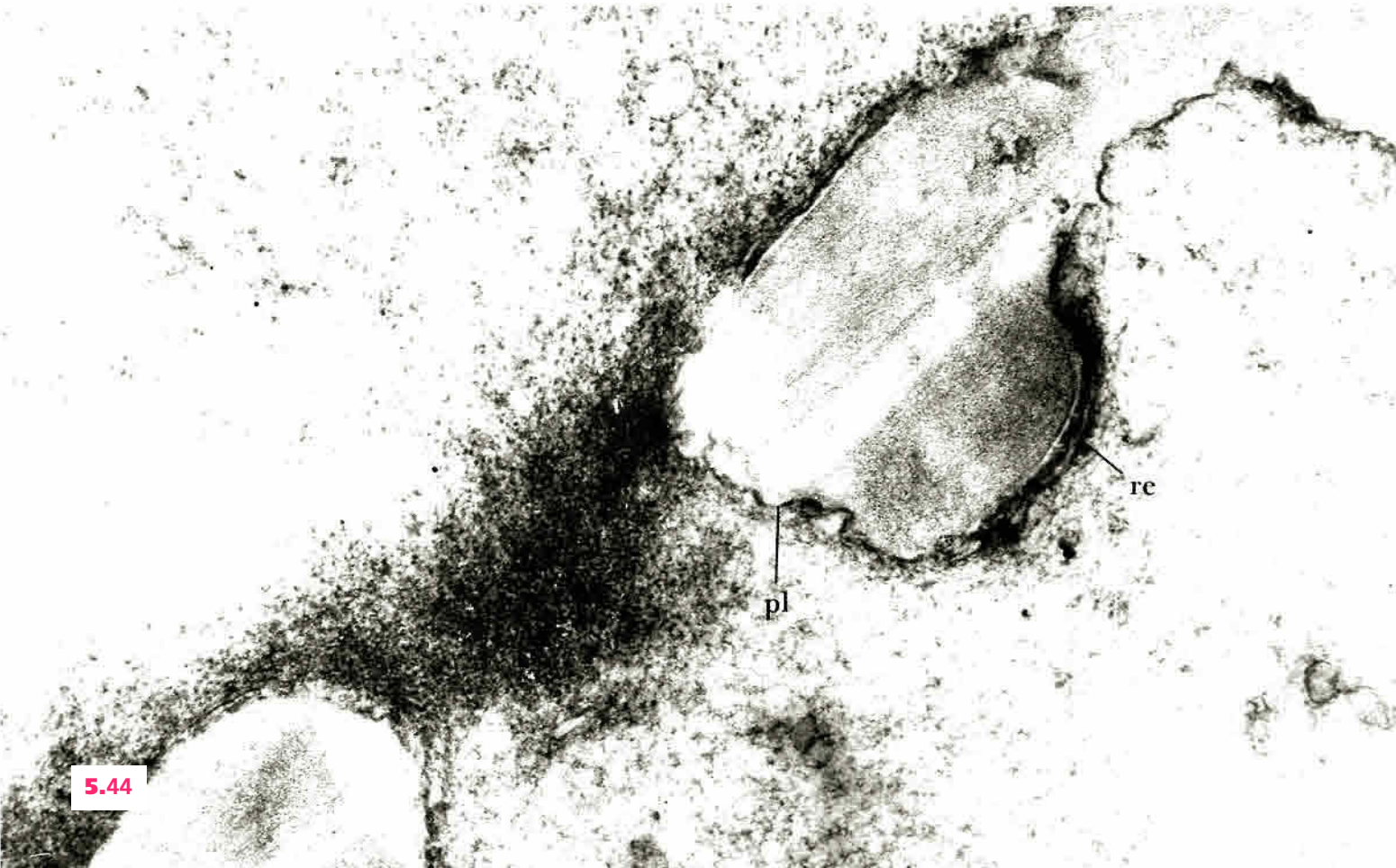


5-40 à 5-42. Plaque criblée. Tige de sureau.
5-40. Trame cellulosique limitant les pores (× 16 000). – **5-41.** Disques de callose, **ca,** autour d'un plasmodesme, **ps,** dans une plaque criblée en formation. Coupe tangentielle (× 28 000). – **5-42.** Dépôts massifs de callose, **ca,** obturant la plaque criblée en automne (callose de dormance). Coupe longitudinale (× 9 500).

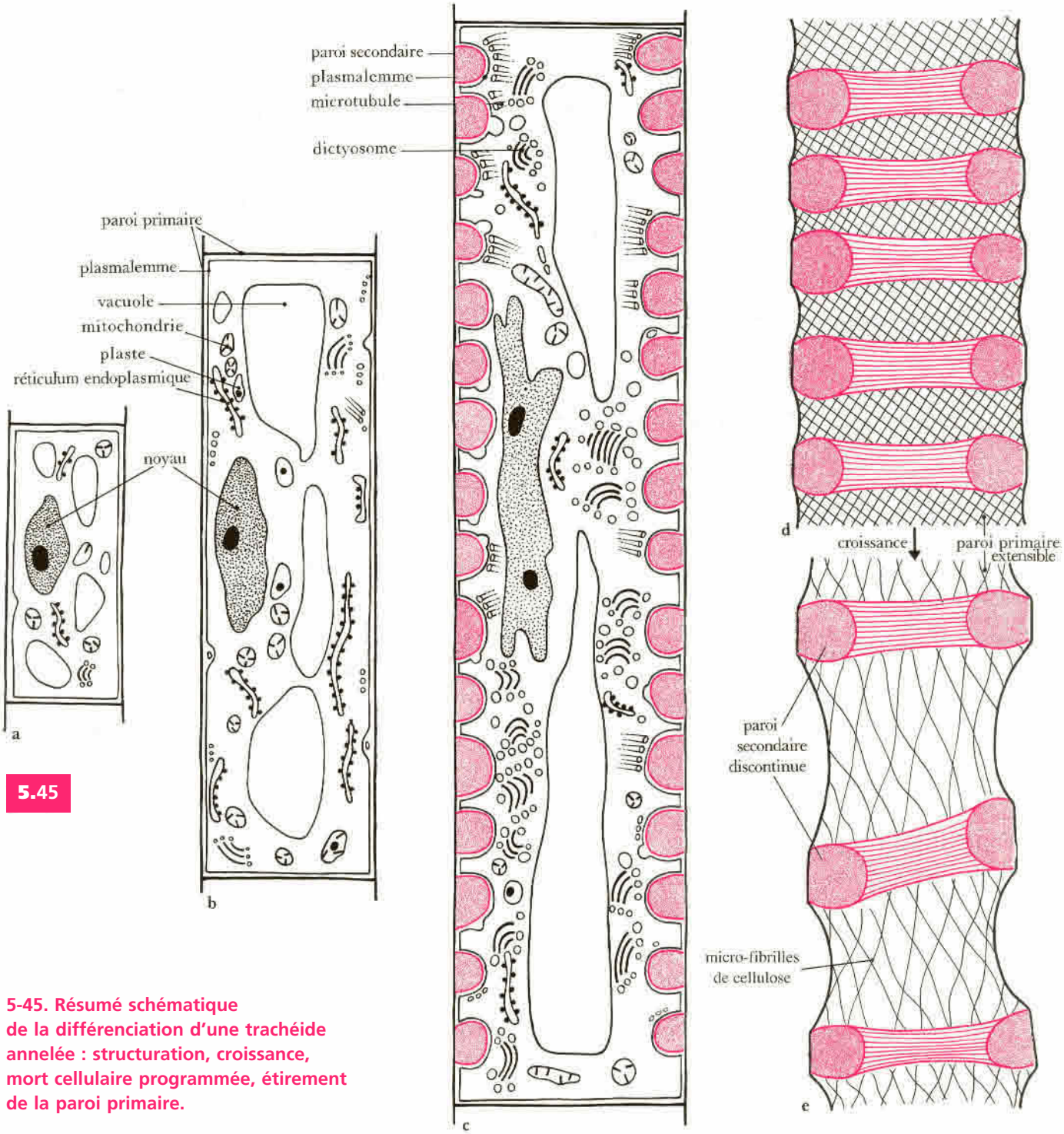
5-43 et 5-44. Contenu des pores dans un crible achevé.
5-43. Tige d'aristoloche (cliché H.D. Behnke). Concentration de protéines-P (× 80 000). – **5-44.** Tige de courge (cliché R. Buvat). Accumulation de granules analogues à des ribosomes sur une trame fibrillaire très diluée (× 80 000).
pl, plasmalemme ; **re,** réticulum endoplasmique.



5.43

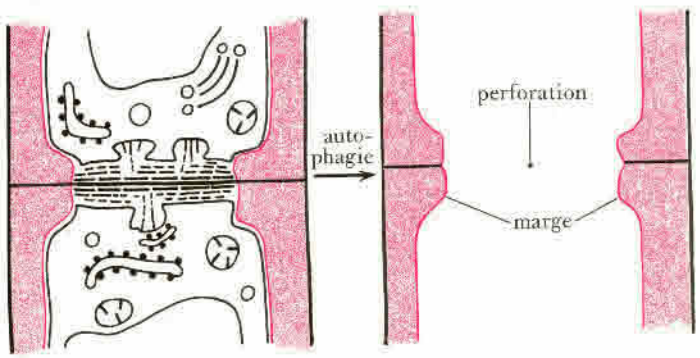


5.44



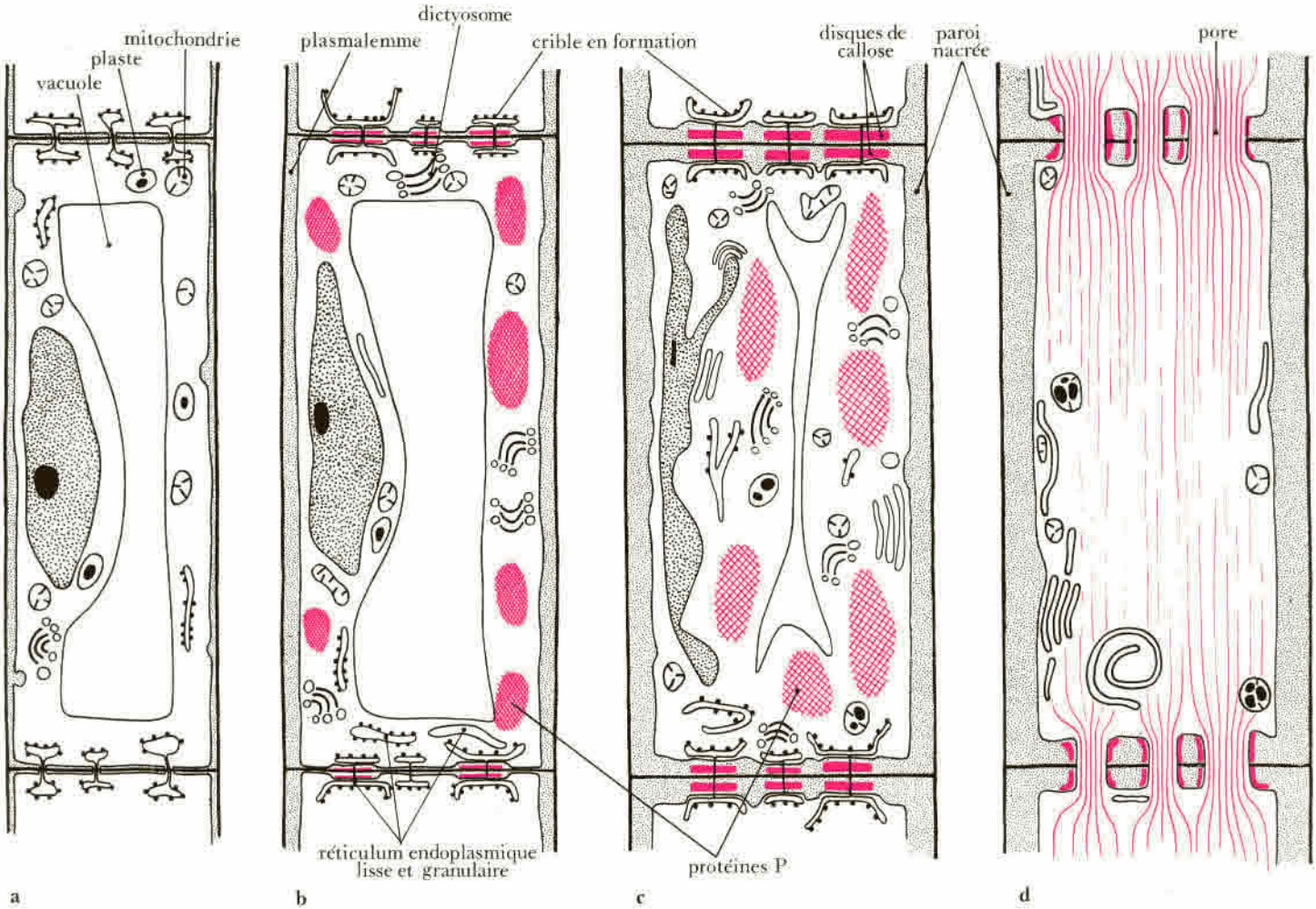
5.45

5-45. Résumé schématique de la différenciation d'une trachéide annelée : structuration, croissance, mort cellulaire programmée, étirement de la paroi primaire.

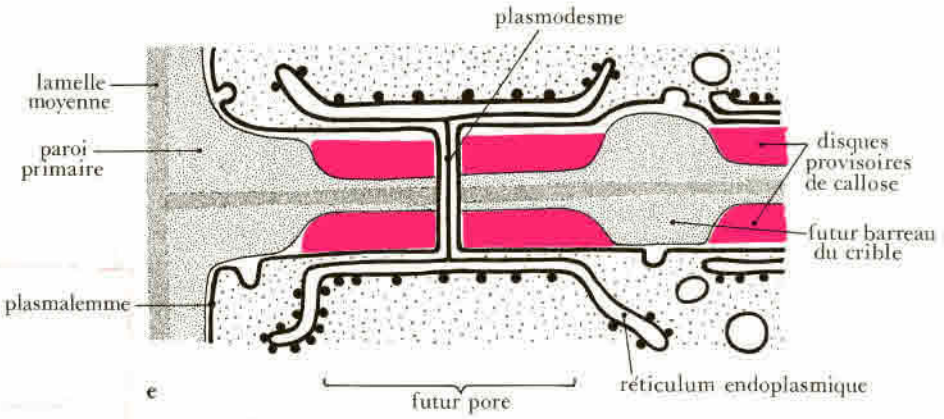


5.46

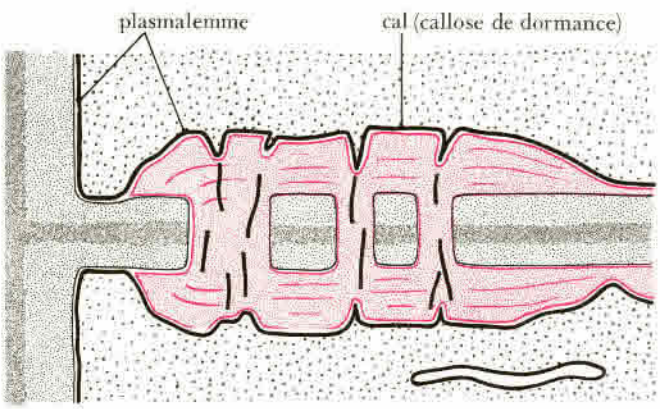
5-46. Percement des parois transversales et formation d'un vaisseau vrai : sécrétions d'enzymes lytiques, parois latérales secondaires lignifiées. Tube continu fonctionnel de cellules mortes.



5.47

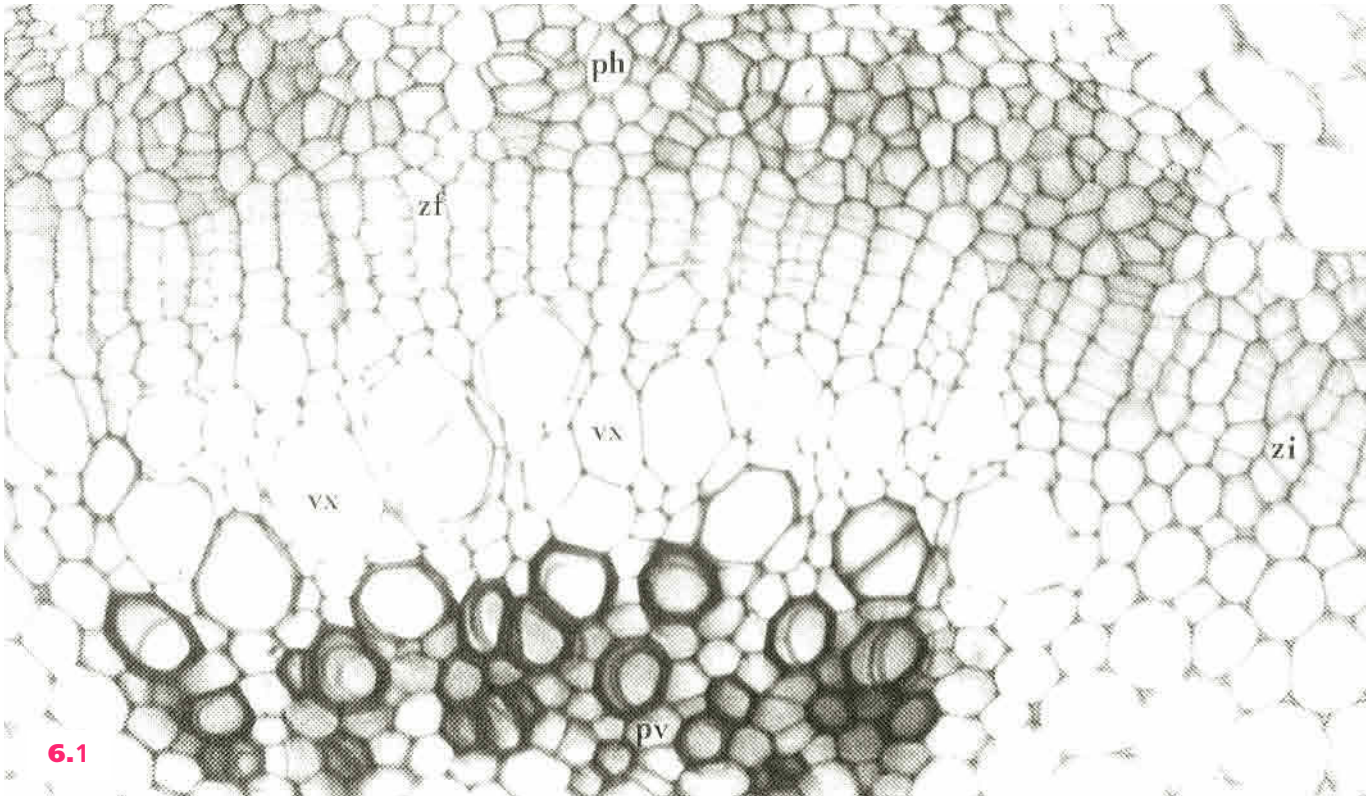


5-47. Résumé schématique de la différenciation d'une cellule criblée.
a-d) Étapes successives.
e) Détail correspondant à la formation d'un crible dans une cellule jeune.
f) Obturation du crible et arrêt de la conduction de sève en hiver, par un bouchon de callose en fin de végétation.



6 Zones génératrices et tissus secondaires

Lorsque la croissance primaire s'achève, elle peut être suivie d'une croissance toute différente. Elle est due au fonctionnement des **méristèmes secondaires** ou **zones génératrices** qui se divisent régulièrement de façon *péricline* ou *tangentielle*. Le cambium est formé de deux types de cellules : des **initiales longues ou initiales fusiformes**, et des **initiales courtes ou initiales radiales** ; de sorte que les tissus produits sont formés de *deux systèmes croisés* : le **système vertical**, ou axial, renfermant les éléments longs spécialisés surtout dans la conduction à longue distance et dans le soutien ; le **système horizontal**, ou radial, comportant des cellules courtes (rayons).
Ces divisions engendrent des assises concentriques de cellules qui se différencient en tissus dits secondaires, bien reconnaissables à l'empilement caractéristique de leurs éléments. Des cloisonnements anticlines permettent l'accroissement diamétral.
Les zones génératrices se distinguent des méristèmes primaires apicaux par leur production **strictement histogène** et par leurs caractères cytologiques (vacuoles volumineuses). Ici la *structure histologique résulte très directement de la structure de la zone génératrice qui lui a donné naissance*. Elles sont au nombre de deux : le *cambium* libéroligneux et le *phellogène*.



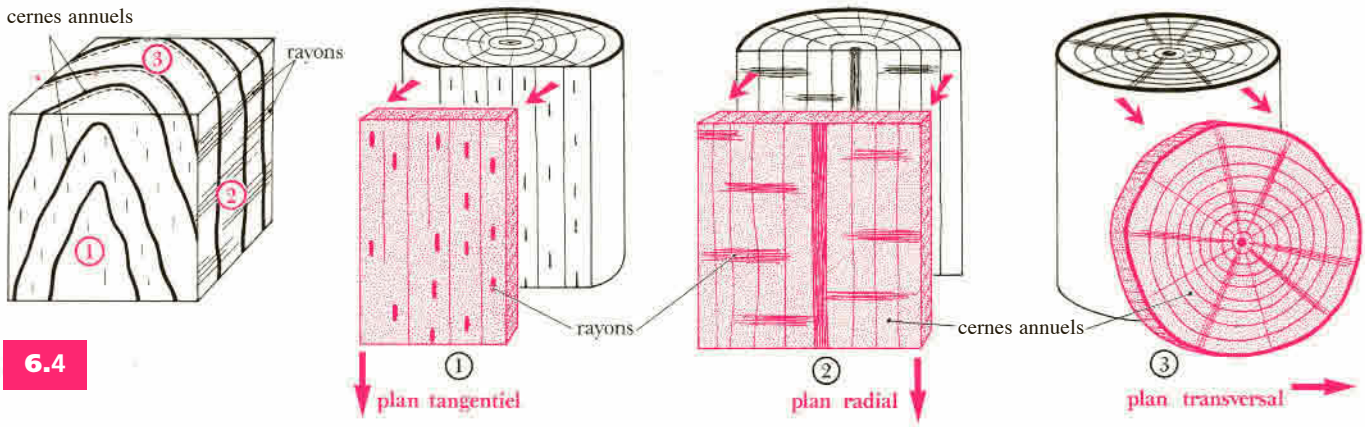
6-1. On distingue un cambium fasciculaire, zf, et interfasciculaire, zi. L'opposition entre les tissus primaires et secondaires est bien nette. ph, phloème ; pv, pôle vasculaire ; vx, vaisseau en différenciation.

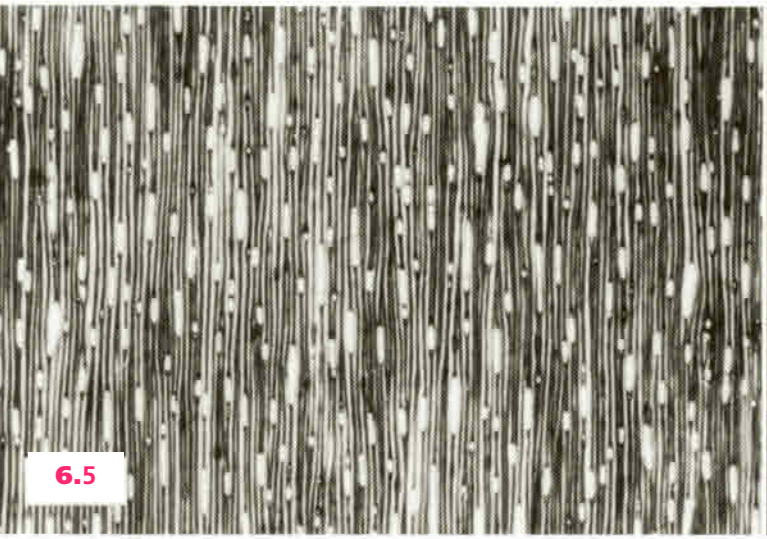
6-2 et 6-3. Initiation du cambium

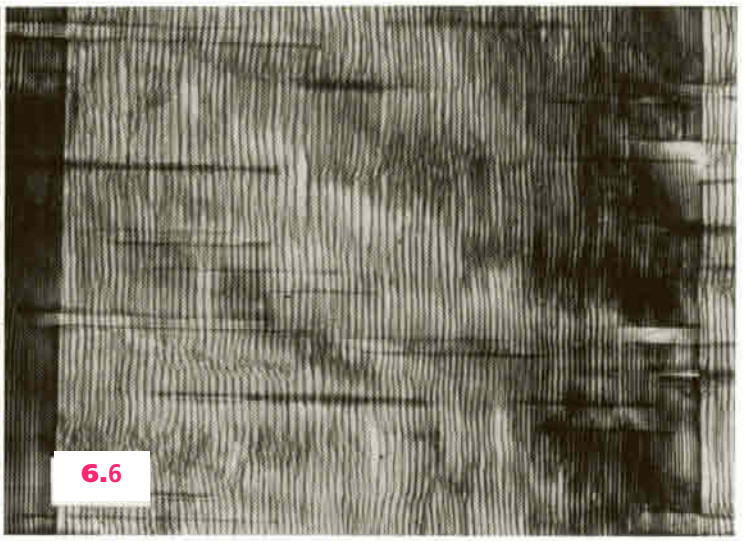
Portion interfasciculaire. Tige de sureau en fin de première année. Une cellule vacuolisée mais peu spécialisée (méristème résiduel) se divise périclinement. De proche en proche, les cellules se divisant de la même façon, une zone génératrice continue est mise en place (× 32 000).

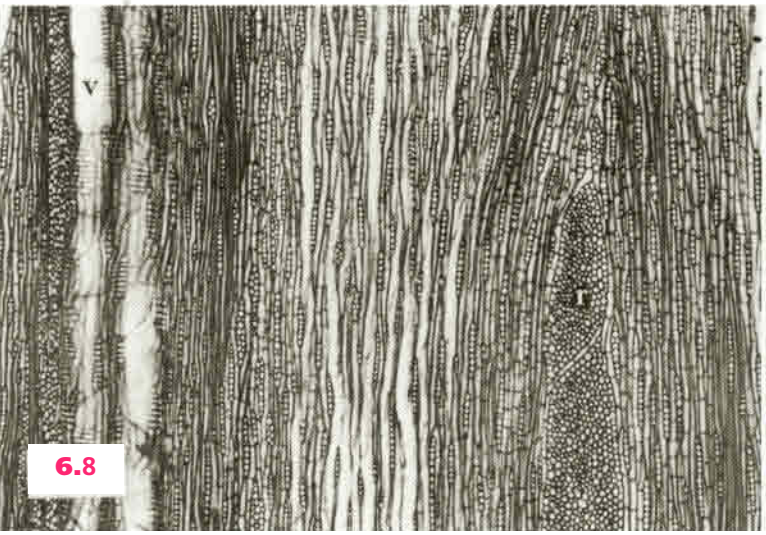
6.2

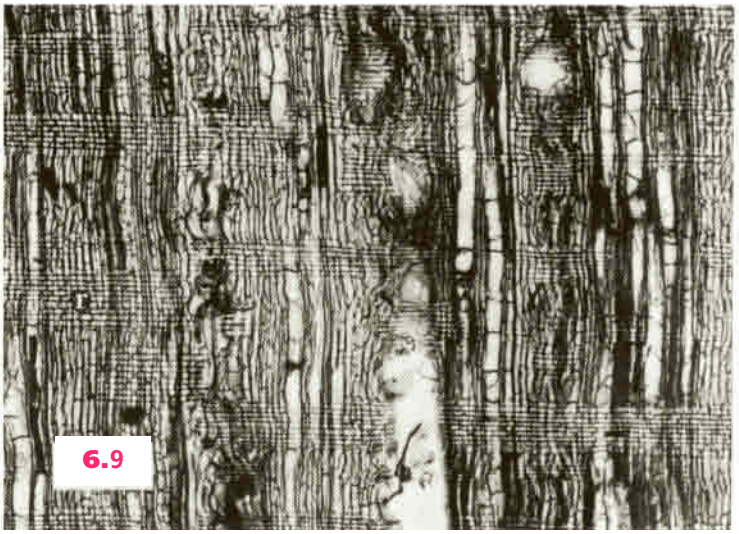
6.3



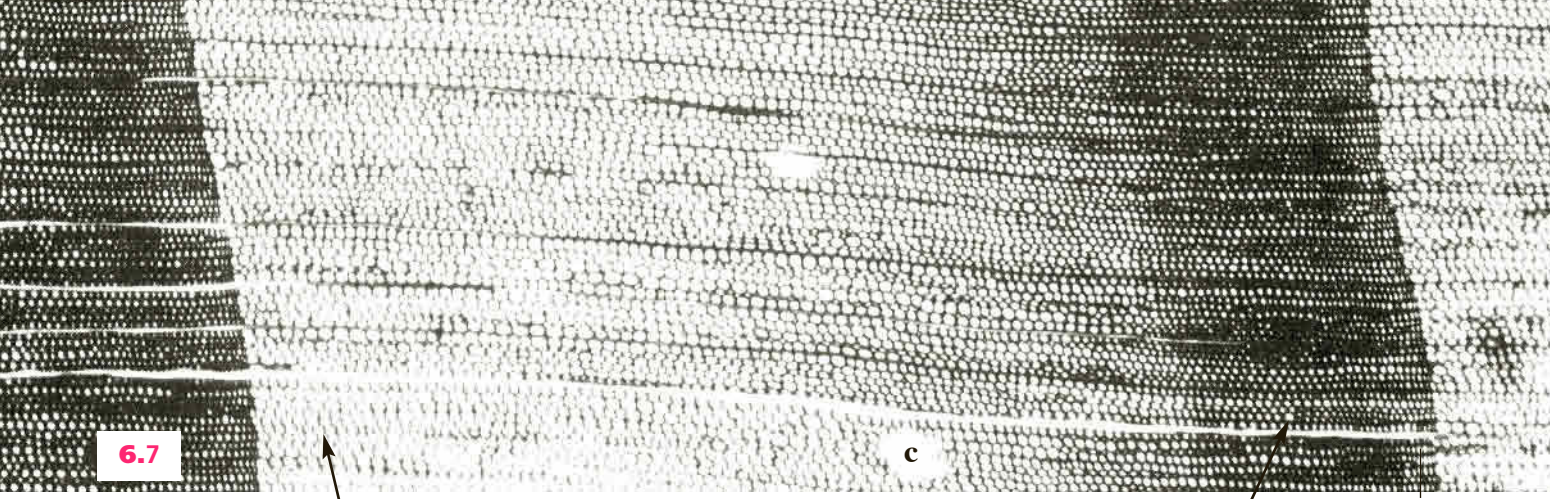


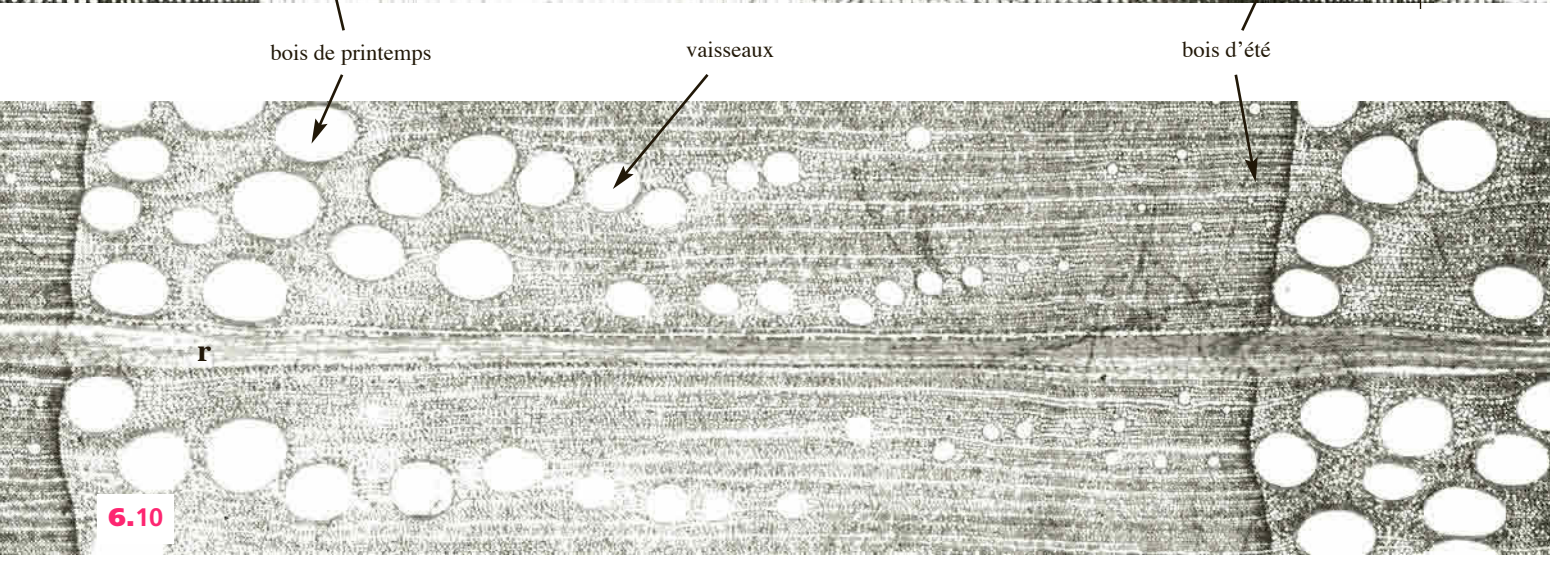


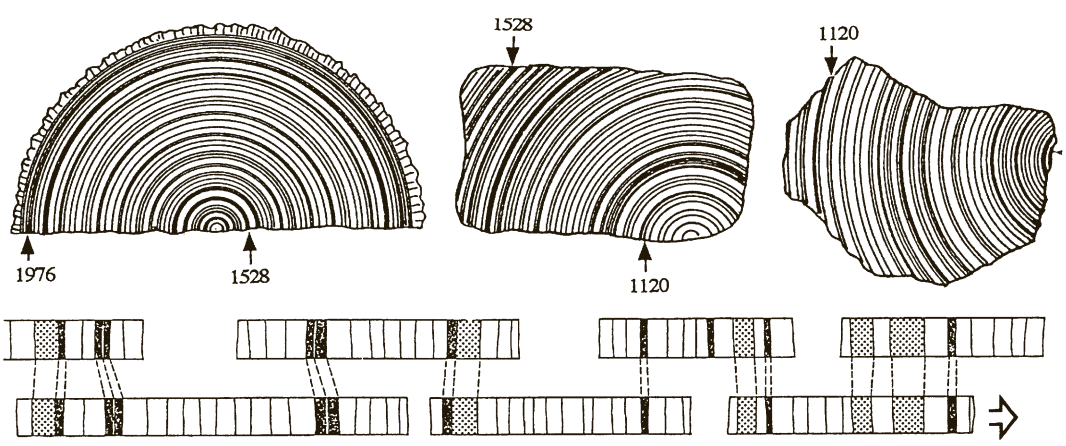


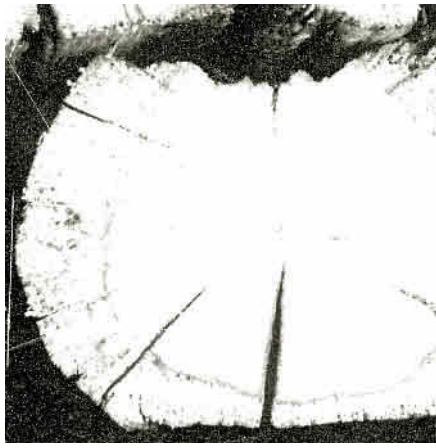


6-4 à 6-10. Organisation du bois (xylème secondaire).
6-4. Orientation des trois *plan ligneux*.
6-5 à 6-7. *Bois homoxylé de pin*. Respectivement dans le plan tangentiel, radial et transversal. **c,** canaux à résine (× 35 et 70).
6-8 à 6-10. *Bois hétéroxylé de chêne*. Même orientation (× 35 et 70). **r,** rayon. Les plans transversaux montrent chacun un cerne annuel.



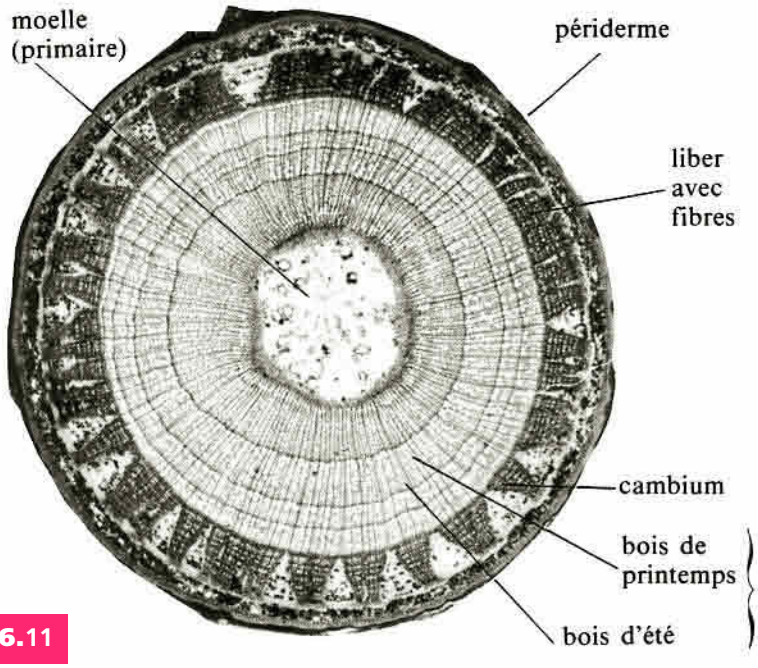




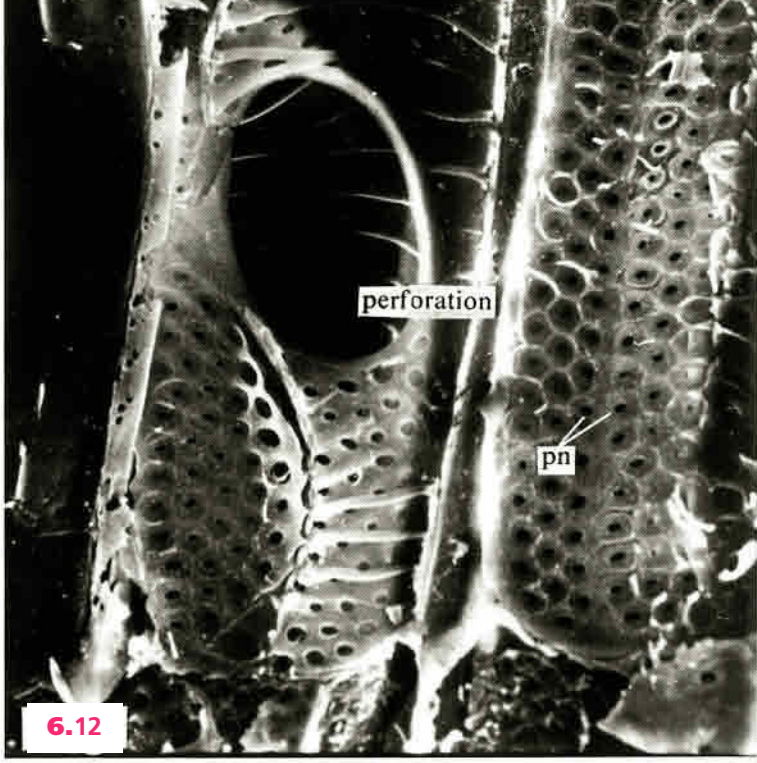


Dendrochronologie. L'épaisseur des cernes annuels dépend de l'environnement et des conditions météorologiques. L'arbre est donc un *enregistreur* d'événements intégrés dans la structure du bois. Des séquences repérables ou *séquences signales* permettent de relier, de proche en proche, des bois d'âge connu et des poutres anciennes. Des *courbes de référence* sont construites pour différentes essences. Pour le chêne, matériau de construction universel et durable, la courbe s'étend sur plus de 7000 ans. Les données dendrochronologiques (du grec *dendron* = arbre) sont utilisées par les historiens et les archéologues pour une datation absolue d'objets anciens.

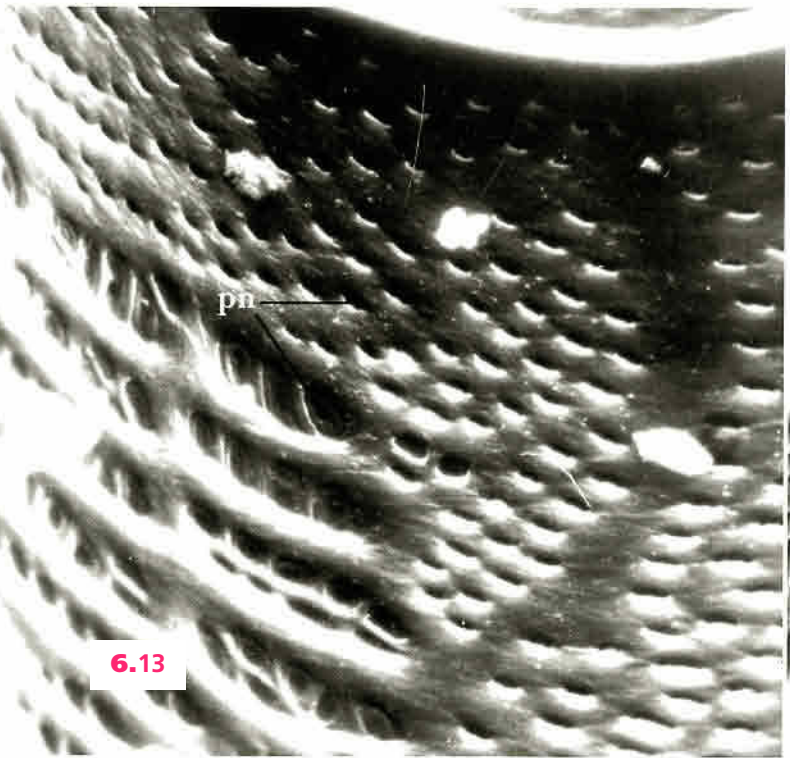
Ci-dessus : relais entre chêne actuel, poutre médiévale et un charbon de bois (*flèches* : quelques années identifiées, d'après Y. Trénard) ; *lecture des cernes par recouvrement* (*flèche* : vers le cambium du bois actuel ; les anneaux caractéristiques sont en grisé) ; poutre d'une charpente du xv^{e} siècle. Remarquez que l'aubier est vermoulu et le bois de cœur conservé.



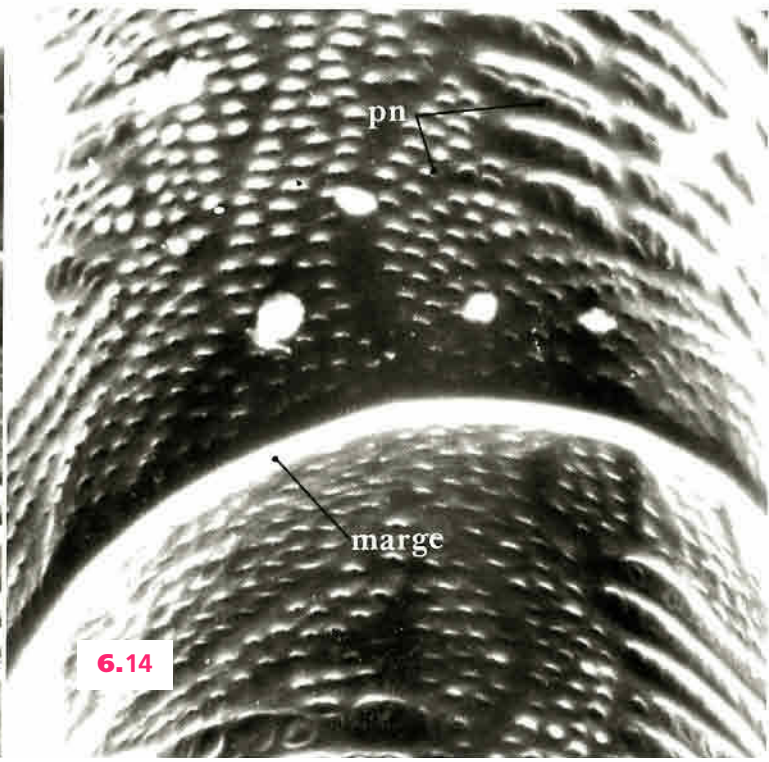
6.11



6.12

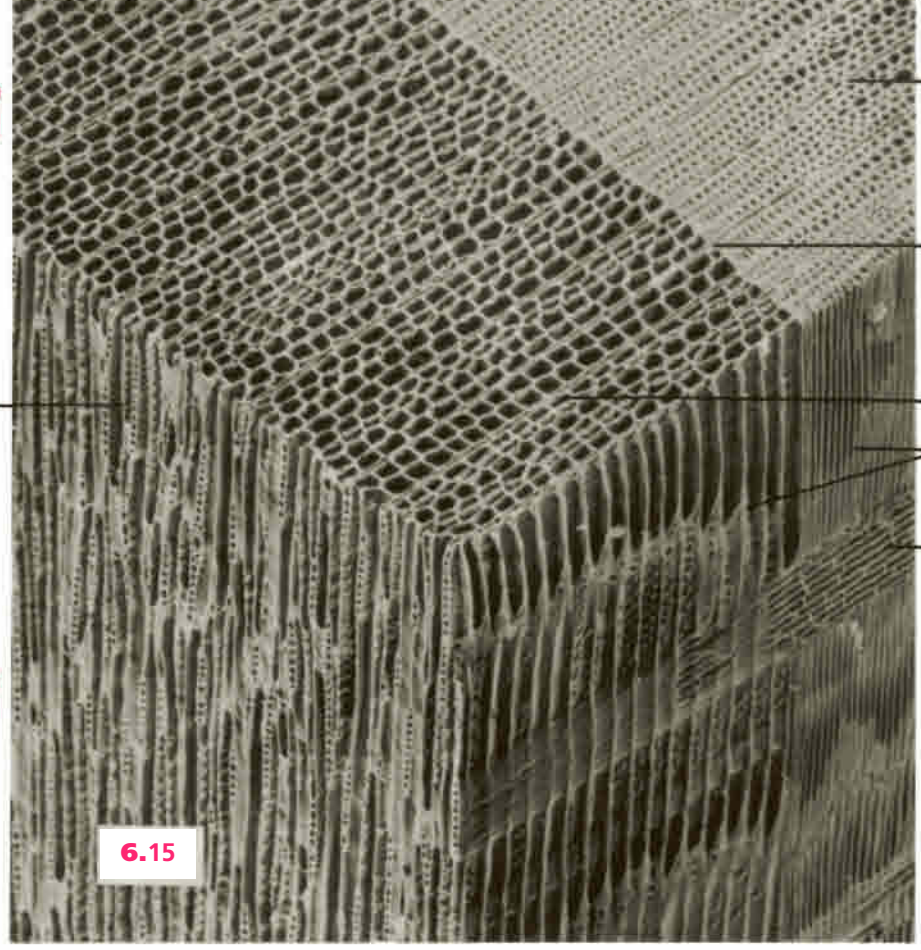


6.13

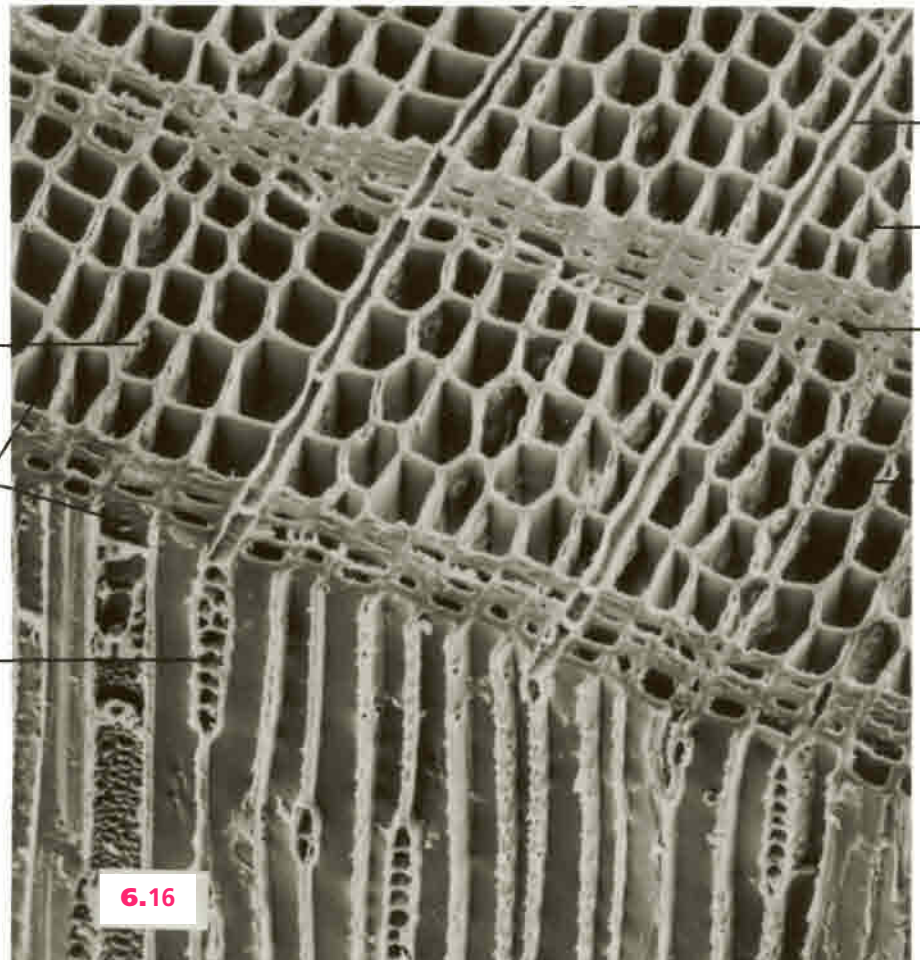


6.14

6.11 à 6.16. Vaisseaux et trachéides du bois.
Angiospermes : Bois avec fibres et vaisseaux vrais (séparation des fonctions de soutien et de conduction = **bois hétéroxylé**).
6-11. Développement des tissus secondaires dans une tige de tilleul. Les 4 cernes concentriques de bois indiquent l'âge de la tige : 4 ans (× 10). – **6-12.** Détail du bois de tilleul montrant les vaisseaux vrais se caractérisant par une large **perforation** entre 2 éléments successifs (facilitant la circulation de la sève brute). De nombreuses ponctuations, **pn,** sont visibles sur les parois longitudinales (× 700). – **6-13 et 6-14.** Vaisseaux du bois de chêne. La marge correspond au bord de l'ancienne paroi transversale effondrée entre 2 éléments de vaisseaux (× 3 300 et 2 100).
Gymnospermes : *Trachéides* assurant à la fois les fonctions de soutien et de conduction (**= bois homoxylé**).
6-15 et 6-16. Blocs-diagrammes montrant les plans ligneux. (Clichés W.A. Coté).



mélèze
(× 150)



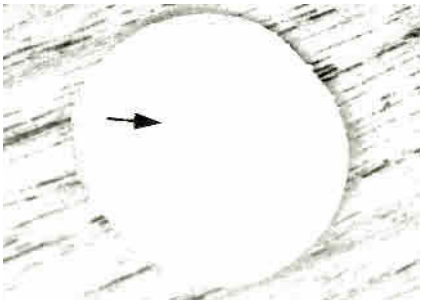
séquoia
(× 700)

Cambium

Il produit des tissus conducteurs secondaires qui s'ajoutent directement aux éléments primaires : le **liber** ou phloème secondaire vers l'extérieur, et le **bois** ou xylème secondaire vers l'intérieur.

Le fonctionnement du cambium est rythmique, avec des phases d'activité d'autant plus nettes que les saisons sont plus accusées (d'où les *cercles annuels* bien visibles sur les coupes transversales). Il provoque donc une croissance *en diamètres des organes*. L'intensité du phénomène est variable d'une espèce à l'autre. Une forte activité correspond au port ligneux, celui des espèces arborescentes – Gymnospermes et nombreuses Dicotylédones. Dans le bois des Gymnospermes, les mêmes cellules assurent conduction et soutien : les trachéides (**bois homoxylé**). Dans le bois des Angiospermes, il y a séparation des fonctions : les fibres assurent le soutien, les vaisseaux, la conduction (**bois hétéroxylé**).

Le cambium facilite la prise des **greffes** par rapprochement des *zones génératrices libéroligneuses* d'un *porte-greffe* vigoureux et d'un *greffon* aux qualités, en général, fruitières ou horticoles. Il favorise aussi les **cultures** *in vitro* ; rappelons que la première fut obtenue à partir de tranches de carottes (R. Gautheret, 1938) placées dans un tube de gélose ; la zone génératrice a proliféré indéfiniment, jusqu'à nos jours, par repiquages stériles.

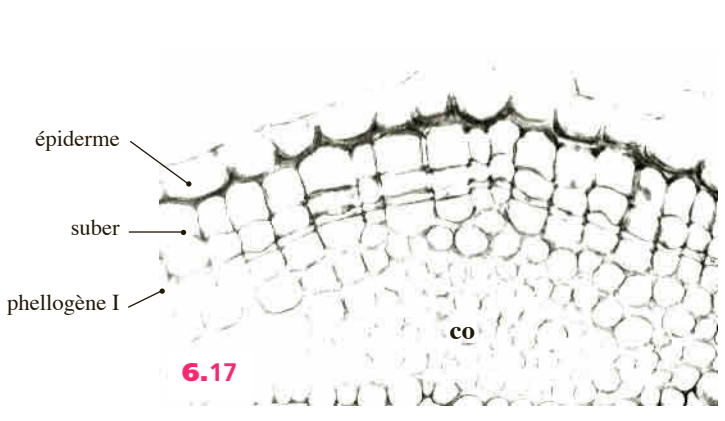


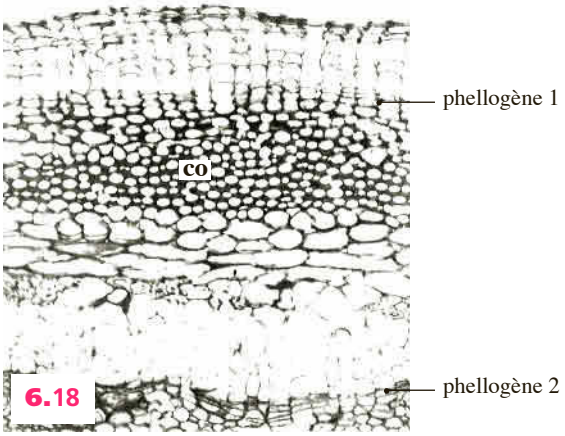
***Ci-contre*, coupe transversale de racine de carotte ; flèche, cambium.**

Phellogène et périderme

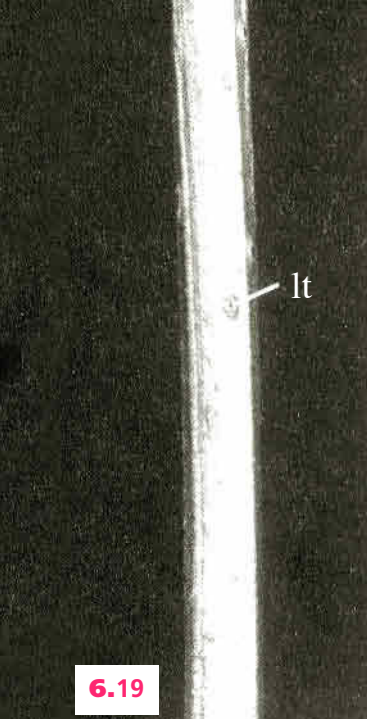
L'activité du cambium libéroligneux produisant une augmentation des *dimensions internes* de l'organe, les tissus périphériques, l'épiderme en particulier, se trouvent étirés et distendus. Le phellogène ou zone génératrice subéro-phellodermique *adapte la structure de l'écorce à cet accroissement interne*. Il produit du **suber**, ou **liège**, vers l'extérieur et du **phelloderme** vers l'intérieur. Ces deux tissus constituent un revêtement d'origine secondaire ou **périderme**. Le phellogène résulte de la reprise des mitoses périclines et de la dédifférenciation de cellules de type parenchymateux. La première année le processus affecte des cellules périphériques mais, en général, le phellogène n'est pas permanent et ultérieurement de nouvelles zones génératrices se forment de plus en plus profondément. La structure du phellogène est relativement simple. À la différence du cambium libéroligneux, il est homogène et constitué d'un seul type de cellule.

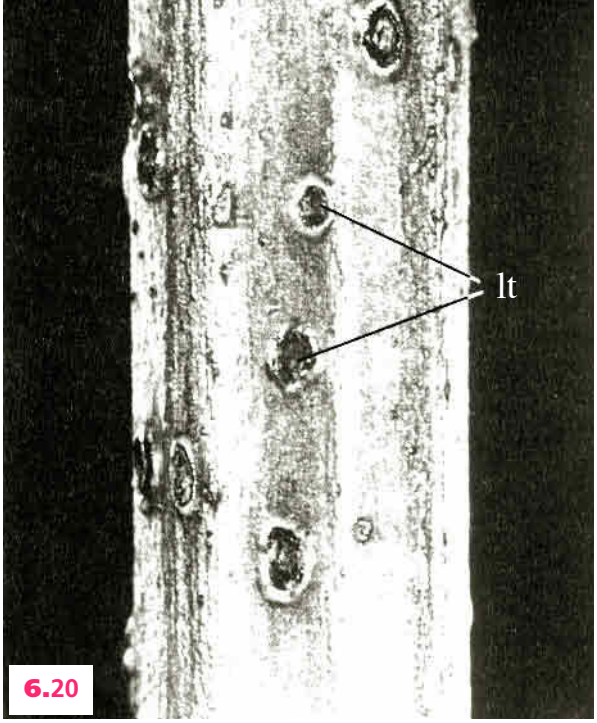
Le *phelloderme* est un parenchyme secondaire chlorophyllien. Le *suber* est constitué de cellules très jointives qui édifient dans leur paroi des couches de composés lipidiques hydrophobes, la **subérine**. Ces parois sont donc très imperméables à l'eau et, le protoplasme dégénérant rapidement, chaque cavité cellulaire se remplit d'air. Le suber est un tissu protecteur mort de faible densité, isolant. De place en place, des **lenticelles** formées de cellules subérifiées et séparées par de nombreux méats permettent les échanges gazeux au travers du périderme. L'accumulation des couches externes subéreuses forme un **rhytidome** (du grec *rhutidôma* = ride, rugosité) plus ou moins crevassé.

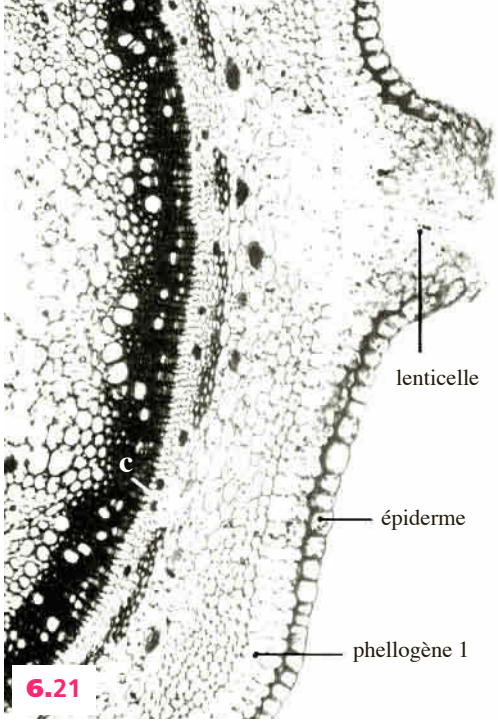


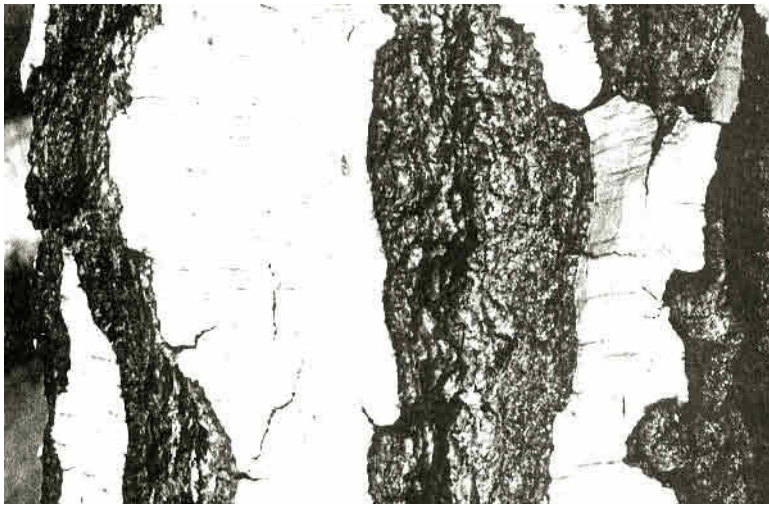


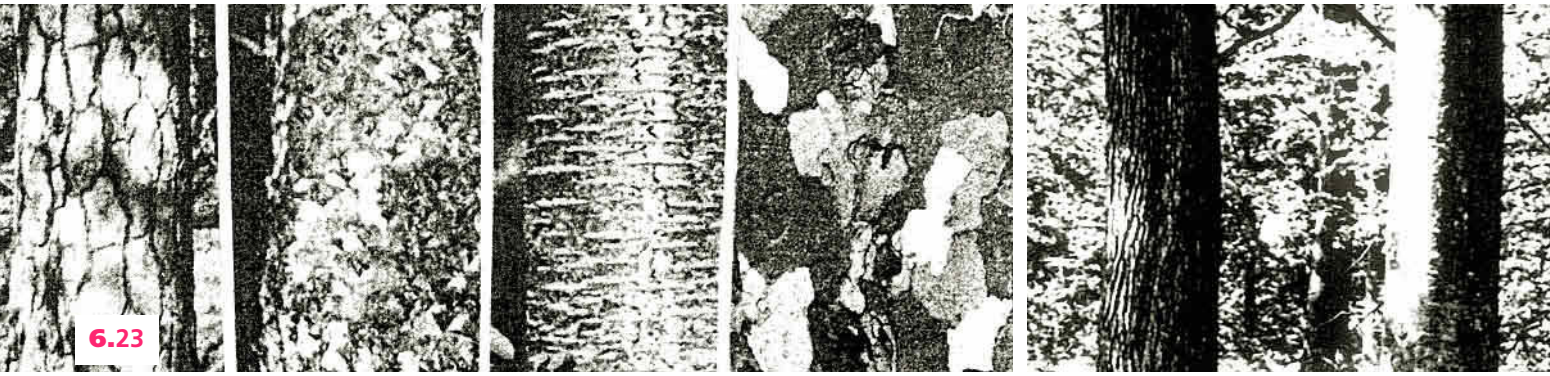
6-17 et 6-18. Remplacement de l'épiderme par le périderme. Tige de sureau.
Localisation des deux premiers phellogènes (sous l'épiderme puis dans le phloème). **co**, collenchyme (× 210 et 130).







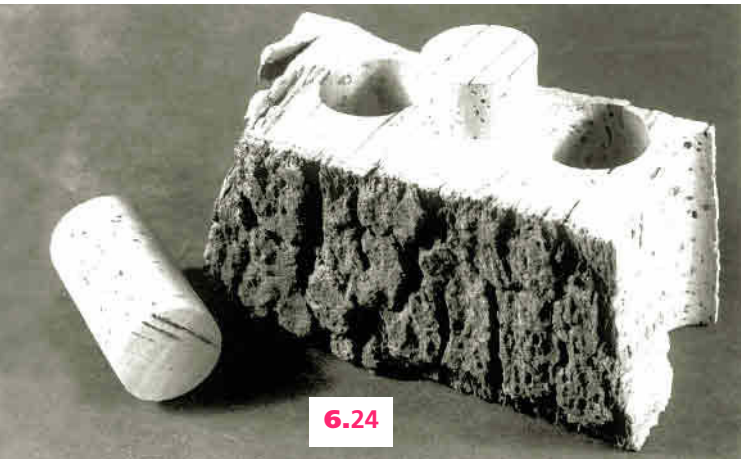


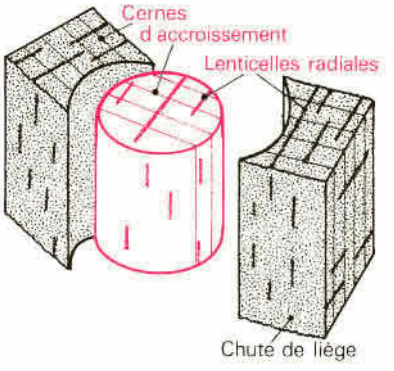


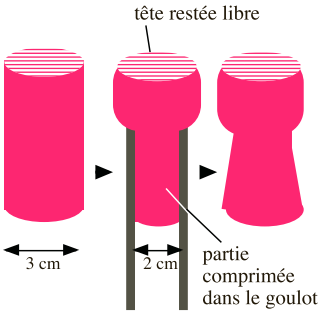
6-19 à 6-23. Épaississements secondaires et formation du rhytidome (aspect externe du périderme).
6-19 à 6-21. Entre-nœud de sureau avant et après le fonctionnement des zones génératrices. Aspects macroscopiques successifs et coupe au niveau d'une lenticelle en fin de première année ; **lt**, lenticelle (× 75). – **6-22.** Aspect lisse puis écailleux du périderme de bouleau (les flèches indiquent les lenticelles). **– 6-23.** Écorces de troncs d'arbres : **pin sylvestre** (aspect d'une peau de crocodile) ; **peuplier tremble** (surface feuilletée) ; **merisier** (l'écorce se détache en petites bandes horizontales, circulaires) ; **platane** (desquamation en larges plaques) (clichés H. Vaucher). Reconnaissance en forêt : **chêne** à écorce fissurée en carrés ou en losanges ; **hêtre** à écorce qui reste lisse.

Prédominance du bois et du liège dans le tronc des arbres

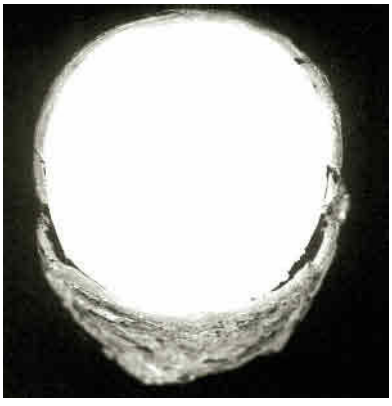
L'histoire d'un arbre s'inscrit dans la **longue durée** (siècles, voire millénaires). Le bois et le liège sont les tissus les plus persistants car leurs parois sont renforcées (lignine, subérine). Ils s'accumulent progressivement alors que les tissus pectocellulosiques, comme le liber, sont rapidement nécrosés après leur fonctionnement.
Ces deux tissus ont des propriétés exceptionnelles : ils fournissent des matériaux d'usage courant à l'état natif ou remanié.
– **Bois**. L'orientation de la découpe est essentielle pour le produit fini ; elle doit tenir compte du « fil du bois » pour le débit des planches. Les figures sinueuses provoquées par les nœuds sont mises en valeur en ébénisterie et en placage.
– **Liège**. Comme les lenticelles sont poreuses, le bouchon doit être extrait parallèlement à la surface de l'écorce afin d'assurer l'étanchéité du matériau extrait (il faut que les lenticelles soient perpendiculaires au goulot de la bouteille).
Ces bouchons traditionnels sont souvent réservés aux vins « haut de gamme » ; les bouchons usuels industriels, faits d'agglomérés de liège, sont moins coûteux car ils permettent d'utiliser toute l'écorce. En outre, les parois du liège contiennent subérine et lignine. La subérine donne la souplesse et l'étanchéité ; la lignine est plus rigide et est responsable du « goût de bouchon » qu'on tente à éliminer des particules agglomérées.
L'élasticité toutefois n'est que partielle, comme en témoignent les *bouchons de champagne* : initialement, ce sont de gros cylindres dont une partie est entrée en force dans le goulot des bouteilles où elle reste plusieurs mois. Après « débouchage », cette portion ne retrouve que partiellement sa forme première, ce qui donne l'aspect caractéristique « en champignon ».



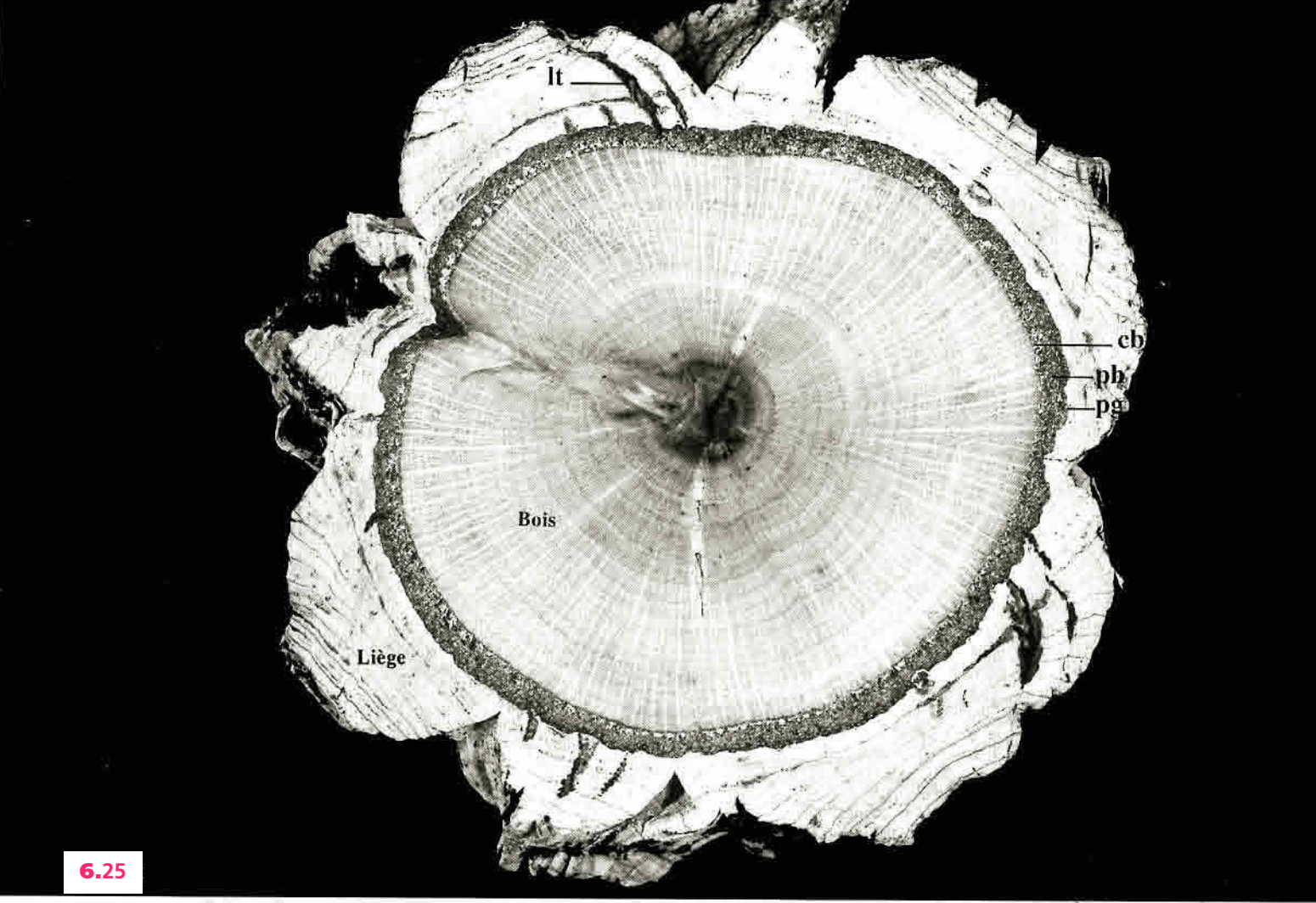




6-24. De gauche à droite : découpe dans une écorce de chêne-liège ; schéma de l'orientation radiale des lenticelles et, sur la surface, les cernes annuels d'accroissement du liège ; élasticité résiduelle produisant la forme d'un bouchon de champagne.



6-25. et 6-26. Coupes dans deux troncs d'arbre (grandeur nature).
6-25. Jeune chêne-liège (*Quercus suber*, d'où la synonymie liège-suber) montrant l'importance du bois et du liège tous deux avec des cernes bien visibles. **cb**, cambium. **lt**, lenticelle. **ph**, phloème. **pg**, phellogène.
6-26. Cœur d'un séquoia de Californie bimillénaire. Sont visibles, les cernes des 2 premiers siècles de notre ère ; remarquez la diminution progressive de leur épaisseur, au cours du temps. Ci-contre : un jeune séquoia (5 ans) montrant la grande épaisseur des premiers cernes.

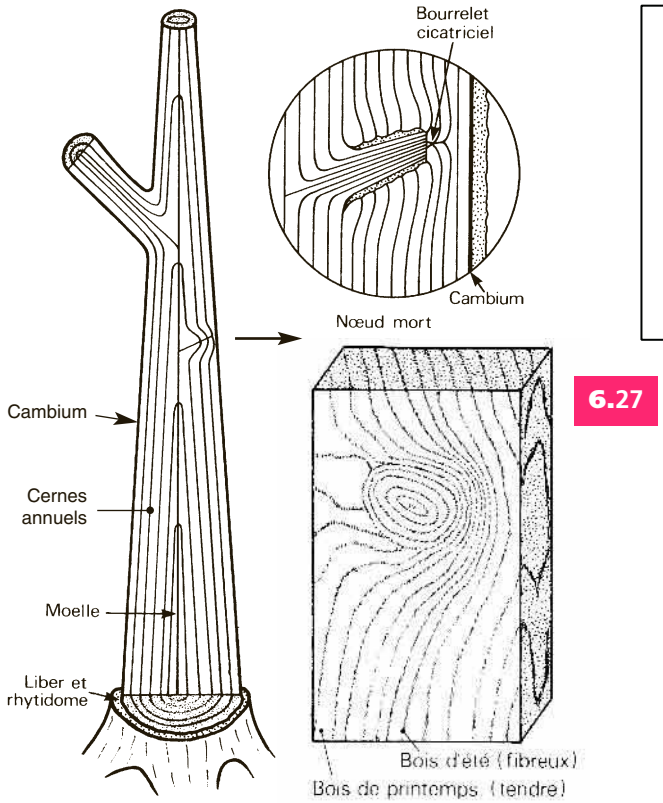


6.25

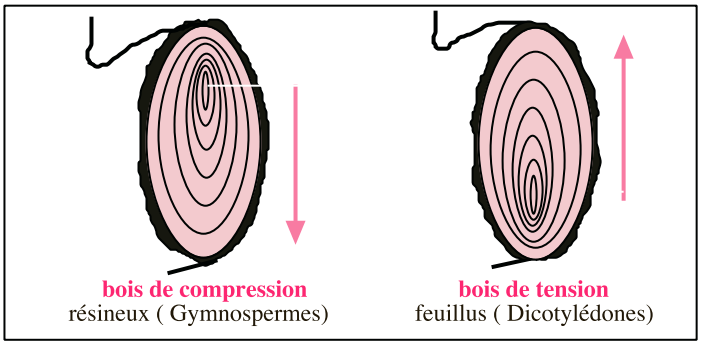
6.26

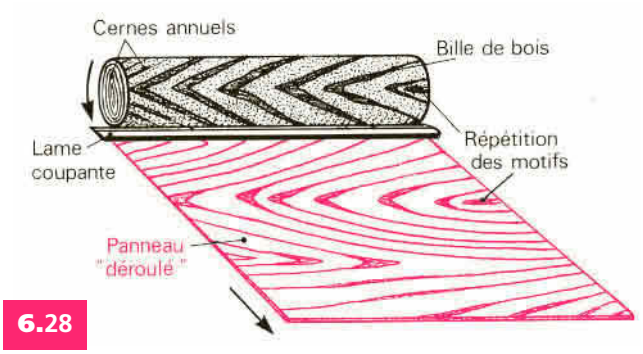
Architecture de l'arbre. Futaie

La construction d'un arbre résulte d'un équilibre complexe mettant en jeu des phénomènes de **dominance** et de **compétition** entre les bourgeons apicaux et latéraux et un **élagage** des branches basses provoqué, en particulier, par le manque de lumière (donc lié à la densité du peuplement).
Dans le **tronc** vertical, axe supportant le **houppier** (cime chlorophyllienne), le cambium fonctionne en général de façon symétrique (section circulaire) ; il forme du bois disposé en cônes régulièrement emboîtés, dont le nombre diminue vers le haut. Dans les **branches latérales**, le fonctionnement cambial est souvent disymétrique (réponse à la pesanteur : géoréaction). La section est excentrée. Le **bois de réaction** qui se forme est plus développé vers le haut (Angiospermes ou Feuillus) ou vers le bas (Conifères) : il fonctionne comme un renfort mécanique.
Quand une branche est élaguée, le cambium enveloppe progressivement la blessure : il se forme un **bourrelet cicatriciel** et les nouveaux cernes finissent par enrober complètement le « moignon » qui est ainsi inclus dans le bois sous forme de « **nœud mort** » et que l'on retrouve dans les planches débitées à ce niveau.



6.27





6.28

6-27. Organisation interne du tronc d'un arbre de 6 ans.
Branche élaguée dont la base forme un « nœud mort ». Sciage au niveau d'un nœud. Branches latérales asymétriques avec bois de réaction.

6-28. Déroulage d'un bois.
Une « bille » de bois (tronc d'arbre écorcé) est coupée tangentiellement aux cernes. On obtient de grands panneaux continus utilisés en placage.

6-29. Jeune parcelle. Branches basses plus ou moins élaguées naturellement.

6-30. Un tronc vénérable (600 ans) : le « chêne Jupiter » en forêt de Fontainebleau.

6-31. Lèvres d'un bourrelet cicatriciel en cours de fermeture (tilleul) (rapprochement des bords du cambium).

6-32. Six ans plus tard, la cicatrice s'est entièrement refermée.

6.29

6.30

6.31

6.32

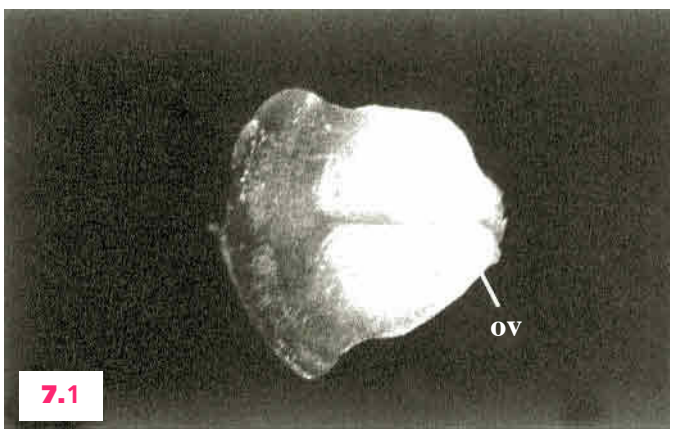
7 Reproduction sexuée : tendances évolutives

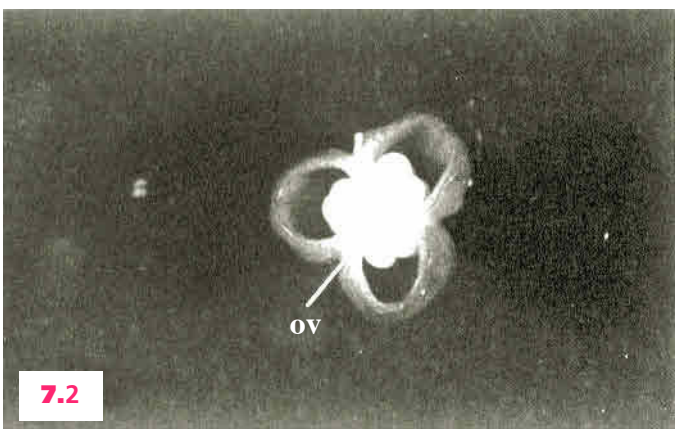
La *réduction chromatique*, ou méiose, et la *fécondation* ou gamie, constituent les deux pôles du cycle vital des organismes. Chez les végétaux, typiquement, *méiospore* et *œuf* sont chacun à l'origine de générations distinctes qui alternent : l'**haplophase** (à **n** chromosomes) et la **diplophase** (à **2n** chromosomes) (**cycle haplo-diplophasique**). On ne peut comprendre les modalités de la reproduction sexuée des plantes vasculaires que si on se souvient que leur évolution apparaît comme un progrès continu vers la vie aérienne. (Ce point a été détaillé à propos des Ptéridophytes et des Préphanérogames dans l'Atlas de Biologie Végétale, tome 1.)

Chez les plantes vasculaires, il se produit une régression de l'haplophase, phase gamétophytique qui se trouve progressivement subordonnée à la diplophase, phase sporophytique. Alors que les plus primitives ou **Ptéridophytes** (fougères…) sont déjà adaptées à la vie aérienne par leur appareil végétatif divisé en organes renfermant des tissus bien différenciés, leur fécondation est encore tributaire de l'eau avec émission de spermatozoïdes nageurs, libres. Pas plus que chez les Algues, ou les Bryophytes (mousses…), il n'y a d'organes reproducteurs bien apparents : ils sont classés ensemble dans le groupe des **Cryptogames**.

Les Ptéridophytes ont un sphorophyte vascularisé alors que le gamétophyte ou **prothalle** reste microscopique. Cependant, il est autonome et le cycle comporte encore deux générations indépendantes. Les **Ptéridophytes isosporées**, le polypode par exemple, ont des frondes qui produisent un seul type de sporanges et de spores ; le prothalle porte à la fois anthéridies et archégones (gamétophyte hermaphrodite). Chez les **Ptéridophytes isosporées** (Sélaginelle), il y a un *dimorphisme sexuel* important : des **microspores** (♂) et des **mégaspores** (♀), produites par des sporanges distincts, donnent des prothalles différenciant soit des anthéridies, soit des archégones. Le polypode possède des frondes qui sont à la fois assimilatrices et reproductrices par les sporanges qu'elles forment. D'autres fougères, comme le Blechnum, ont deux types de frondes : les unes *stériles* sont purement assimilatrices, végétatives ; les autres sont fertiles ou reproductrices : elles produisent les spores et leur limbe est réduit. Ce sont les **sporophylles**.

Les sporophylles sont soit éparses sur la tige, soit groupées en **strobiles** ou **cônes** plus ou moins condensés dans des régions reproductrices des parties stériles (Lycopode). Lorsqu'il y a deux types de spores, on distingue des microsporophylles (♂) et des mégasporophylles (♀). Malgré ces essais très caractéristiques vers une *individualisation de l'appareil sporifère*, la partie sexuée de ces plantes reste discrète et peu apparente.





7-1 et 7-2. Gymnospermie et angiospermie.

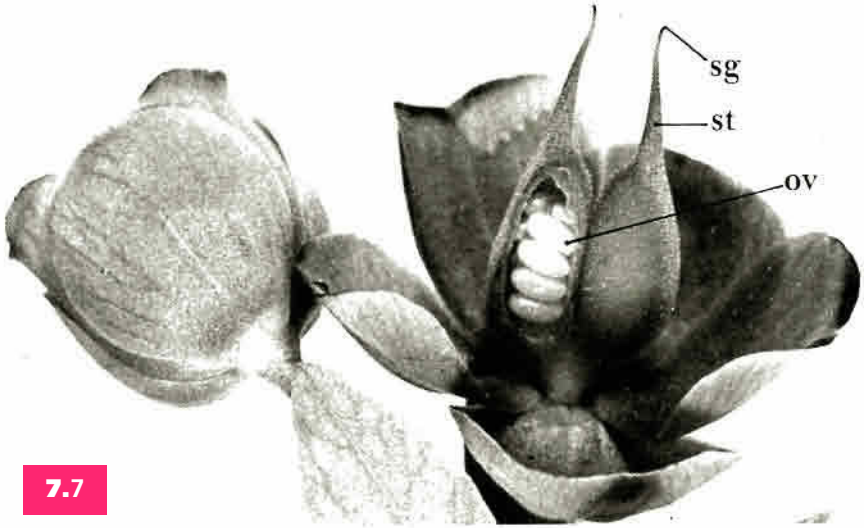
7-1. Ovules, **ov**, nus. Carpelle isolé d'un cône femelle de pin (Gymnosperme). – **7-2.** Ovules, **ov**, enfermés dans un ovaire clos. Jacinthe des bois (Angiosperme). (*cf.* pages 96 et 130).

7.3

7.4

7.5

7.6



7.7

7-3 à 7-5. Vers un appareil reproducteur spécialisé.

7-3. Polypode (fougère) : la fronde est en même temps assimilatrice (chlorophyllienne) et fertile (porteuse des sporanges, flèches, sièges de la réduction chromatique).

7-4. Blechnum : la fronde assimilatrice est distincte de la fronde fertile (= sporophylle), à droite.

7-5. Lycopode : groupement de sporophylles à l'extrémité des rameaux feuillés.

7-6 et 7-7. Carpelles.

7-6. Cycas (**Préphanérogame**). Les sporophylles sont sexuées. Ici, la sporophylle ♀ ou carpelle a une partie apicale stérile qui rappelle le limbe d'une feuille. L'ovule est nu (Gymnosperme) et accumule des réserves indépendamment de la fécondation (« pseudograine », flèche).

7-7. Hellébore (**Phanérogame Angiosperme**). Un des carpelles a été ouvert pour montrer les ovules, **ov**, enfermés dans l'ovaire se transformant en graine *après* fécondation. **st**, style ; **sg**, stigmate.

Planche 1 : Diversité morphologique des feuilles.

1. et 2. Feuilles simples de lierre, *dicotylédone*, illustrant une hétérophyllie de développement (X 0,5).
3. Feuille simple découpée de Monstera, *dicotylédone* (X 0,1).
4. Feuille simple d'Arum, *dicotylédone* (X 0,3).
5. Feuille simple lancéolée et charnue d'Aloes, *monocotylédone* (X 0,3).
6. Feuilles simples lancéolées à nervation parallèle de *monocotylédone* développées à partir d'un bulbe. B, bulbe ; F, feuille ; Ra, racine adventive (X0,1).
7. Feuille composée palmée d'Oxalis, *dicotylédone* (X1).
8. Feuille composée pennée de rosier, *dicotylédone* (X 0,4).
9. Feuilles simples charnues de Sedum, *dicotylédone* (X 1).
10. Feuille simples pourvue d'épine, le Houx, *dicotylédone* (X 0,5).

Planche 2 : Diversité structurale des feuilles.

11. Coupe transversale dans une feuille caduque de vigne vierge, *dicotylédone*. E, épiderme ; Co, collenchyme ; P, parenchyme ; PI, phloème primaire ; XI, xylème primaire (X100).
12. Coupe transversale dans une feuille pérenne de houx, *dicotylédone*. E, épiderme ; C, cambium ; Co, collenchyme ; PII, phloème secondaire ; Sc, sclérenchyme ; XII, xylème secondaire (X100).
13. Coupe transversale dans une feuille caduque de blé, *monocotylédone*. E, épiderme ; Co, collenchyme ; PI, phloème primaire ; Sc, sclérenchyme ; XI, xylème primaire (X100).
14. Coupe transversale dans une feuille pérenne de pin, *gymnosperme*. E, épiderme ; C, cambium ; Ca, canal résinifère ; P, parenchyme ; PII, phloème secondaire ; XII, xylème secondaire (X100).
15. Coupe transversale dans une feuille d'aloes, *monocotylédone*. F, faisceau conducteur ; Pa, parenchyme aquifère ; Pc, parenchyme chlorophyllien (X0,5).
16. Coupe transversale dans une feuille enroulée d'oyat, *monocotylédone*. E, épiderme ; FI, faisceau conducteur primaire ; P, parenchyme assimilateur ; Sc, sclérenchyme ; T, trichome (X100).

Planche 3 : Tiges et racines.

17. Coupe transversale dans une tige de sureau d'un an, *dicotylédone*. E, épiderme ; C, cambium ; Co, collenchyme ; M, moelle ; Pc, parenchyme cortical ; PII, phloème secondaire ; XI, xylème primaire, XII, xylème secondaire (X100).
18. Coupe transversale dans une tige de châtaignier de deux ans, *dicotylédone*. C, cambium ; Co, collenchyme ; M, moelle ; Pe, périderme ; Pc, parenchyme cortical ; PII, phloème secondaire ; Sc, sclérenchyme ; XI, xylème primaire, XII, xylème secondaire (X100).
19. Coupe transversale dans une tige de cératophylle, hydrophyte *dicotylédone*. E, épiderme ; Fc, faisceaux conduceur (xylème très réduit) ; L, lacune aérifère, Pc ; parenchyme cortical (X100).
20. Coupe longitudinale dans une racine de maïs, *monocotylédone*. E, épiderme ; C, coiffe ; Cq, centre quiescent ; Me, mérsitème primaire ; Zd, zone de différenciation (X100).
21. Coupe transversale dans une racine de renoncule, *dicotylédone*. Cc, cylindre central ; Pc, parenchyme cortical ; Pe, périderme (X100).
22. Coupe transversale dans une racine de renoncule, cylindre central. Ed, endoderme lignifié ; Ph, phloème ; Xy, xylème (X400).

Planche 4 : Diversité des fleurs d'angiospermes.

23. Iris, *monocotylédones*. Fleur irrégulière ; B, brosse à nectar ; S, sépale.
24. Tulipe, *monocotylédones*. Fleur régulière ; Et, étamines ; Pé, périanthe (3 sépales pétaloïdes et 3 pétales) ; St, stigmate trilobé.
25. Jacinthe des bois, *monocotylédones*. Inflorescence en grappe courbée. La base du périanthe est soudé en tube.
26. Renoncule, *dicotylédone*. Fleur simple, cinq pétales, n étamines et n carpelles.
27. Oxalis, *dicotylédone*. Corolle formée de cinq pétales libres.
28. Joubarbe, *dicotylédone*. Plante succulente présentant des feuilles des rosettes. La corolle est composée d'au moins douze pétales libres.
29. Seringat, *dicotylédone*. Corolle formée de quatre pétales blancs et arrondis.

30. Pomme de terre de Noirmoutier, *dicotylédone*. 5 pétales soudés et 5 étamines en cône.
31. Pâquerette, *dicotylédone*. Capitule de n fleurs sessiles et très serrées.

Planche 5 : De la fleur au fruit.

32. Fleur de cognassier du Japon, *dicotylédone*. Avant fécondation.
33. Fleur de cognassier du Japon, *dicotylédone*. Après fécondation. Les pétales sont tombées, les étamines sont desséchées et l'ovaire infère fécondé commence à se développer en fruit.
34. Fleur d'althéa, *dicotylédone*. Avant fécondation.
35. Fruit sec déhiscent d'althéa, *dicotylédone*, issu de la fécondation.
36., 37., 38. Développement d'une pêche, *dicotylédone*. Après fécondation on voit le gonflement de l'ovaire infère surmonté du reste des sépales et du pistil (36.). Ces restes de sépales et du pistil séchant vont progressivement disparaître (37.) lors du développement du fruit charnu (38.).

Planche 6 : De la fleur au fruit.

39. Fleur de pissenlit, *dicotylédone*. Avant fécondation.
40. Akène de pissenlit, *dicotylédone*. Après fécondation, les carpelles fécondés se transforment en fruits secs indéhiscents pourvu d'une extension pelucheuse facilitant la dissémination anémophile.
41. Fleur d'églantier, *dicotylédone*. Avant fécondation.
42. Cynorrhodon, fruit de l'églantier ou du rosier, *dicotylédone*. Fruit complexe issu de la fécondation d'un ovaire infère. Les restes des pièces florales sont observables à l'opposé du pédoncule. La coupe longitudinale d'un cynorrhodon mûr montre la paroi du réceptacle creux (le conceptacle) et, à l'intérieur, les akènes poilus (poil à gratter).
43. Epi de blé, *monocotylédone*. L'épi est formé de petits épillets, non pédonculés.
44., 45. Caryopse ou grain de blé, fruit du blé, *monocotylédone*. Le péricarpe du fruit et le tégument de la graine sont soudés. Em, Embryon

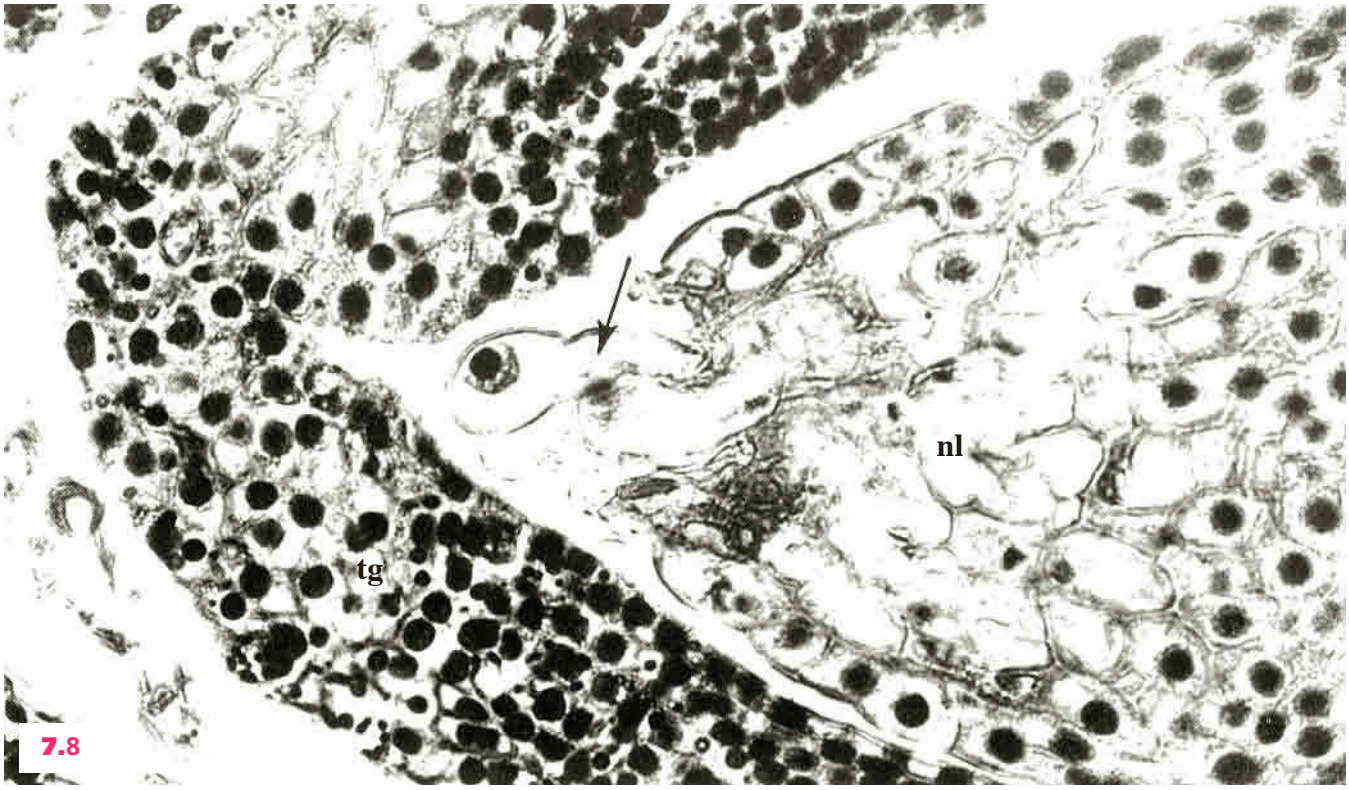
Planche 7 : Diversité des fruits

46., 47. Fruit charnu du citronnier, *dicotylédone*. Morphologie extérieure de la baie (46.) En coupe transversale (47.) on repère dix loges carpellaires en placentation axile, remplies de poils succulents, et une graine ou pépin.
48., 49. Fruit charnu du pommier, *dicotylédone*. Morphologie extérieure de la pomme (48.). En coupe transversale (49) on repère le réceptacle charnu et cinq carpelles soudés et fermés en placentation axile contenant les graines ou pépins.
50., 51., 52. Fraise, *dicotylédone*. Après fécondation, le réceptacle entouré des sépales (50.) se développe et devient charnu. On peut voir le reste des étamines sous les sépales. Les nombreux carpelles portés par le réceptacle évoluent chacun en un akène, fruit sec indéhiscent (51.). En coupe longitudinale (52.) on peut voir les faisceaux conducteurs en liaison avec les akènes.

Planche 8 : Cônes de gymnosperme.

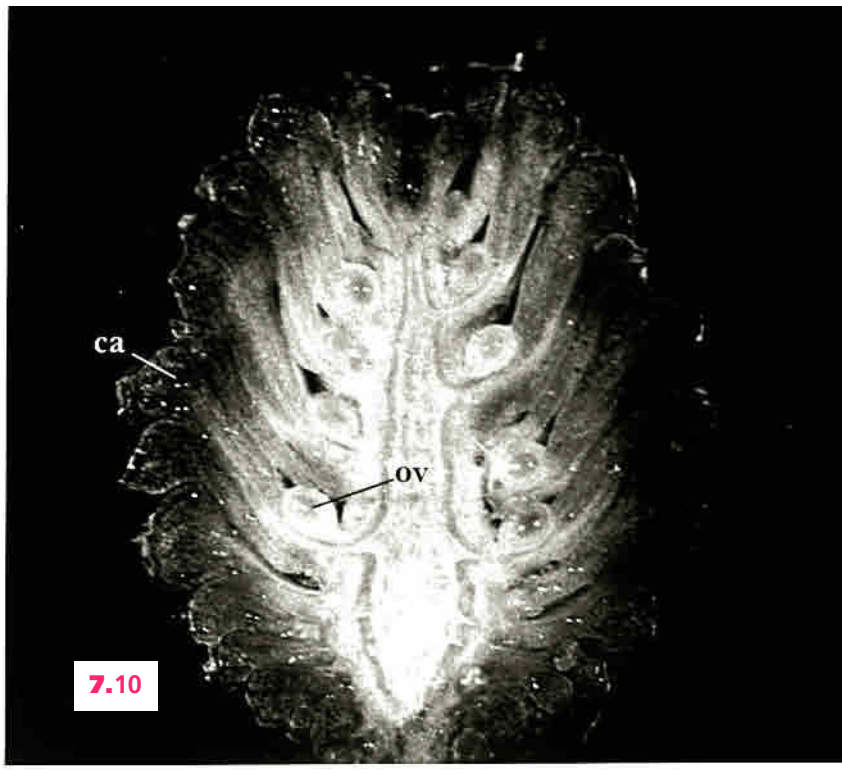
53. Cône mâle de pin libérant du pollen disséminé par le vent.
54. Jeune cône femelle de pin au sommet d'un grand rameau.
55. Coupe longitudinale dans un cône femelle de pin. Eo, écaille ovulifère.
56. Cône femelle d'un an constitué d'écailles imbriquées les unes sur les autres.
57. Rameaux de cyprès portant de jeunes cônes.
58. Cône femelle globuleux de cyprès.

Chez les **Phanérogames** ou **Spermaphytes** (plantes à graines), les microsporophylles sont appelées *étamines* et les mégasporophylles, *carpelles*. Elles sont incorporées dans un ensemble reproducteur contracté comportant des pièces stériles souvent très apparentes, la **fleur**. Les étamines produisent les microspores ou *grains de pollen* dont le contenu correspond au gamétophyte ♂ très réduit. Les mégaspores ne sont plus émises à l'extérieur ; elles restent *inclues* dans le mégasporange modifié en **ovule**, lui-même solidaire du carpelle. Le prothalle ♀ se développe à l'intérieur même de l'ovule, dans un tissu de type parenchymateux, le **nucelle**. C'est là qu'il produira les gamètes femelles ou **oosphères** à la rencontre desquelles devront venir les gamètes mâles.
La fécondation des Gymnospermes primitives (*Cycas*) fait encore intervenir des spermatozoïdes avec flagelles locomoteurs. Ils nagent vers l'oosphère dans une poche de liquide creusée à l'intérieur de l'ovule. À partir des Gymnospermes évoluées (pins, sapins), le pollen germe en produisant un tube, le *tube pollinique* qui chemine jusqu'à l'ovule en portant les noyaux mâles. C'est le processus de **siphonogamie** qui évite toute phase nageuse. L'appareil locomoteur du gamète ♂ n'est plus différencié et libère complètement la fécondation du milieu aquatique.
Chez les **Gymnospermes**, l'ovule est nu sur le carpelle étalé (*gymno* = nu) et le pollen l'atteint directement. Chez les **Angiospermes**, une protection supplémentaire intervient : les carpelles entourent complètement l'ovule qui se trouve dans une cavité close, l'*ovaire* (*angio* = clos). Le tube pollinique devra traverser ce carpelle avant d'atteindre l'ovule. Au terme de l'évolution, du fait de *l'extrême réduction de la phase haploïde*, l'existence d'une *alternance de générations* ne peut être découverte que par une observation attentive.

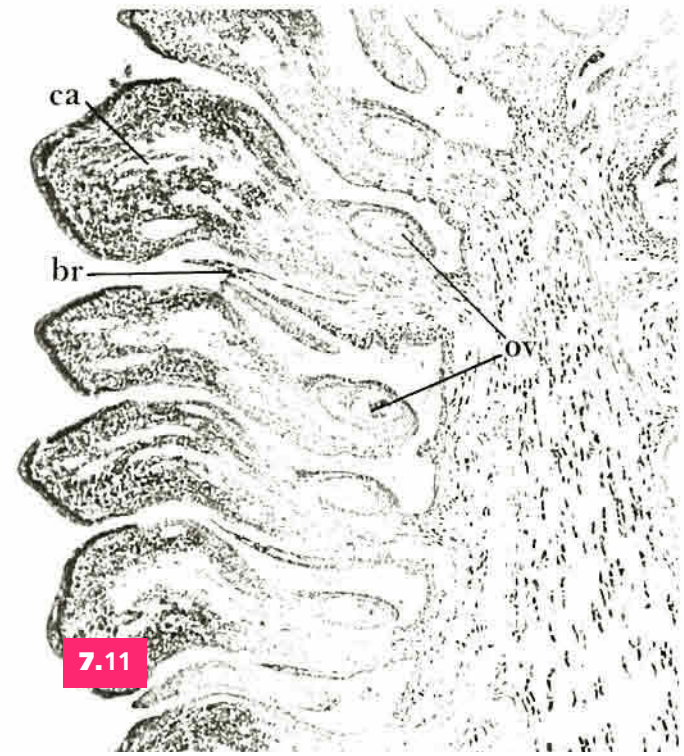


7-8. Germination du pollen sur un ovule de pin.
La flèche indique le tube pollinique. **nl**, nucelle ; **tg**, tégument de l'ovule. Le tube pollinique porte le noyau mâle jusqu'à l'oosphère (siphonogamie) et il n'y a pas d'émission de gamètes ♂ mobiles.

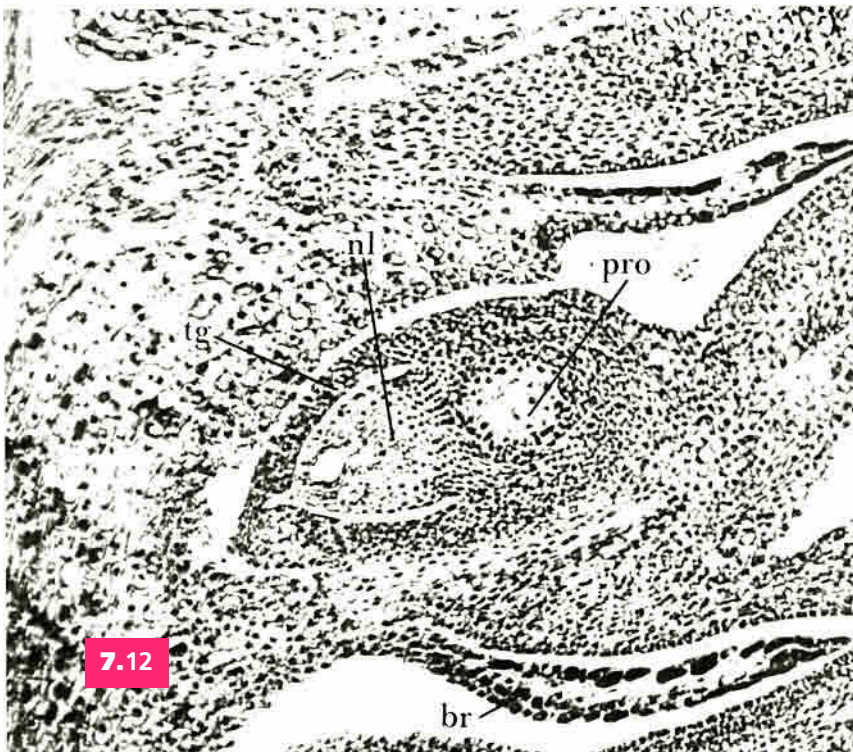
7.9



7.10



7.11



7.12

7-9 à 7-12. Cônes femelles (= groupement de carpelles) d'un an de pin (Gymnosperme).

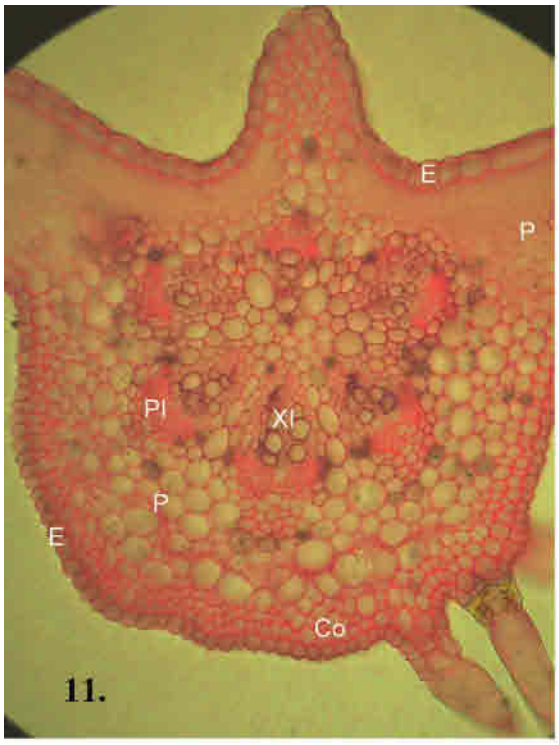
7-9. Morphologie externe des carpelles constitutifs.

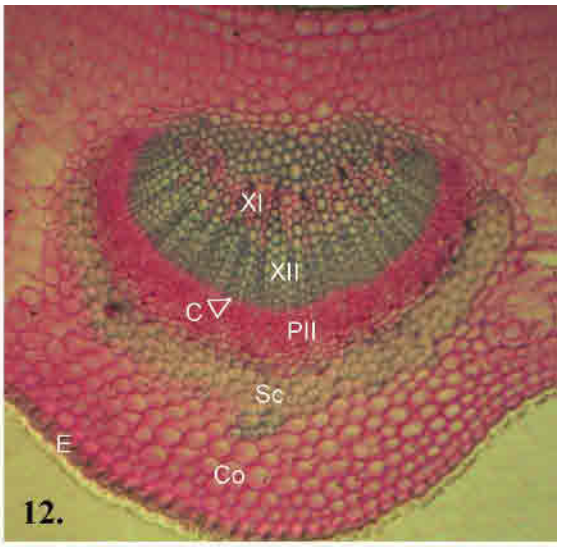
7-10. Cône ouvert montrant les ovules, **ov,** la base de chaque carpelle, **ca.**

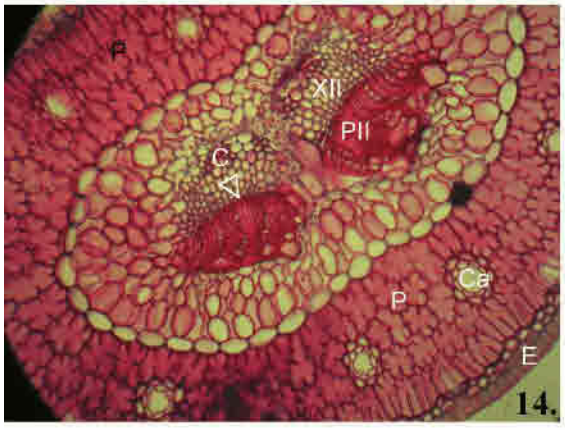
7-11 et 7-12. Détail en coupe longitudinale des ovules, **ov,** sur leur carpelle, **ca,** (× 8 et × 50).
Le prothalle femelle, **pro,** reste inclus dans le nucelle, **nl. br,** bractée ; **tg,** tégument.

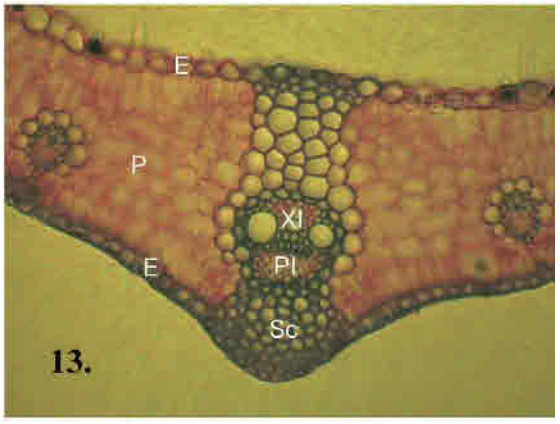
Planche 1 : Diversité morphologique des feuilles.

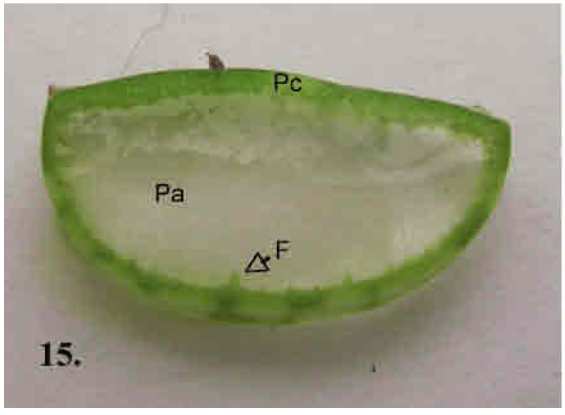
Planche 2 : Diversité structurale des feuilles.











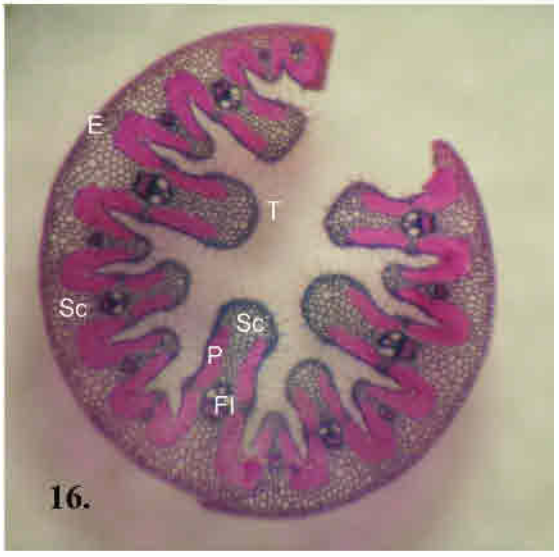
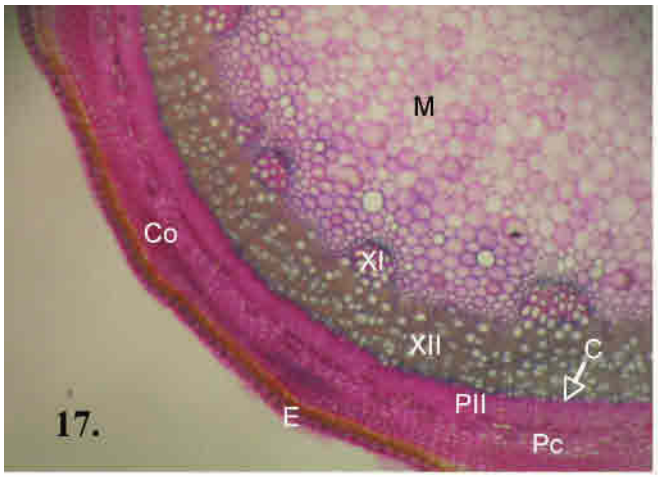
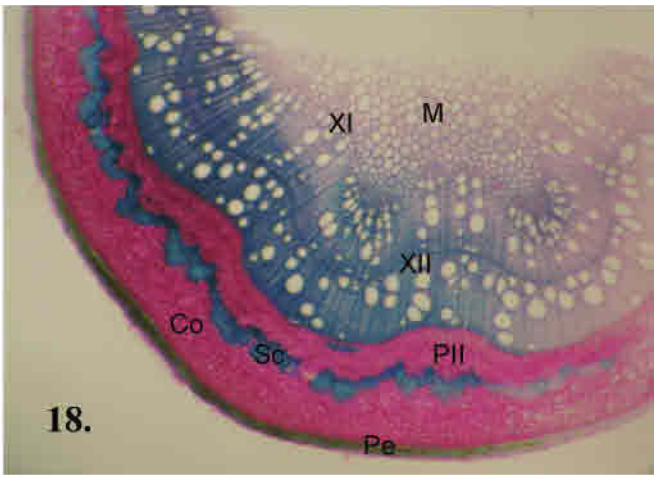
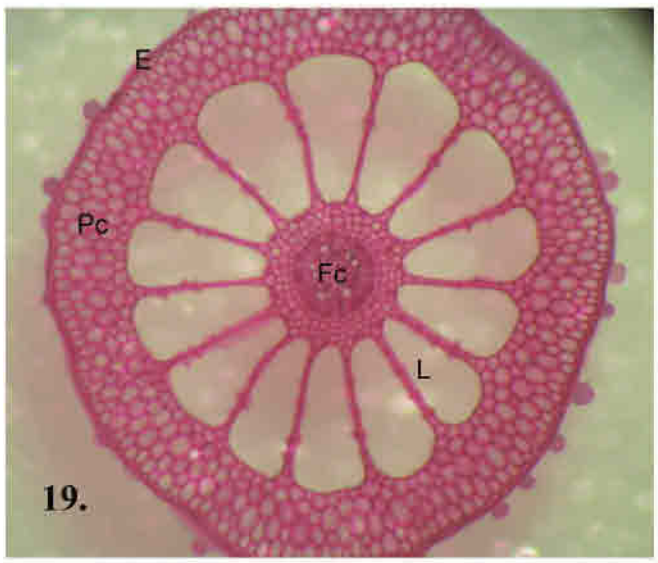
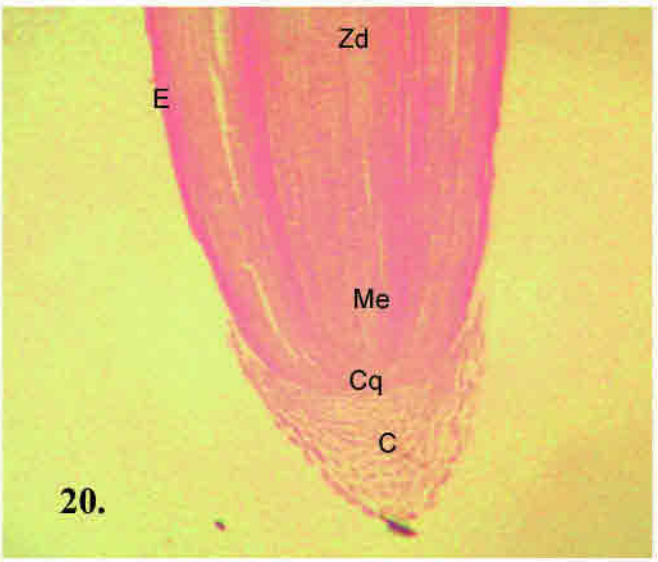


Planche 3 : Tiges et racines.









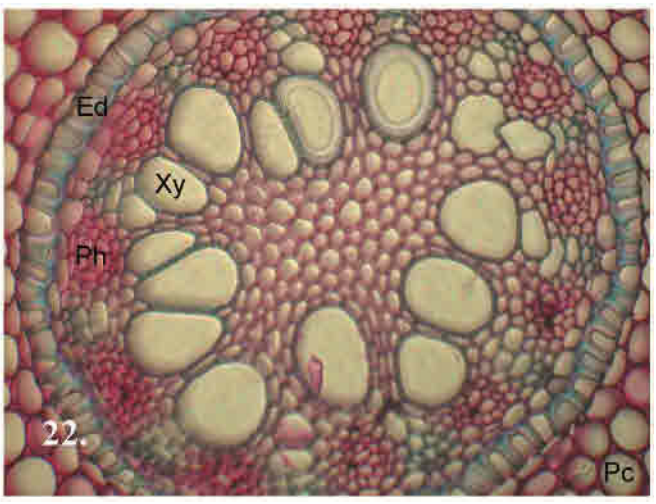


Planche 4 : Diversité des fleurs d'angiospermes.

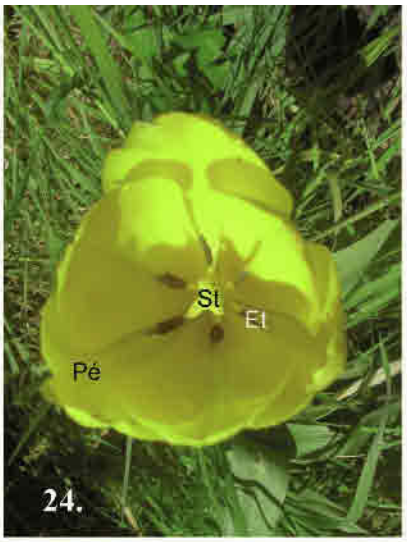


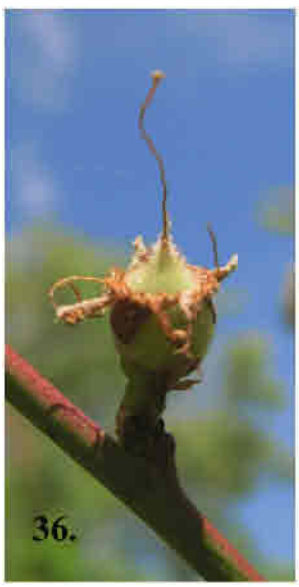
Planche 5 : De la fleur au fruit.

32.

33.

34.

35.


36.

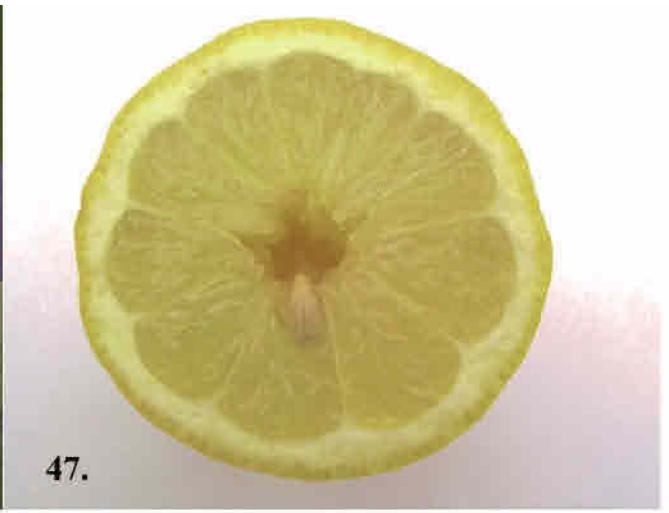
37.

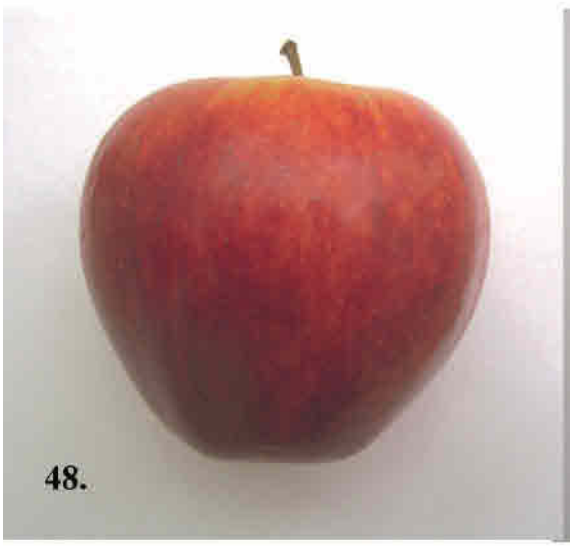
38.

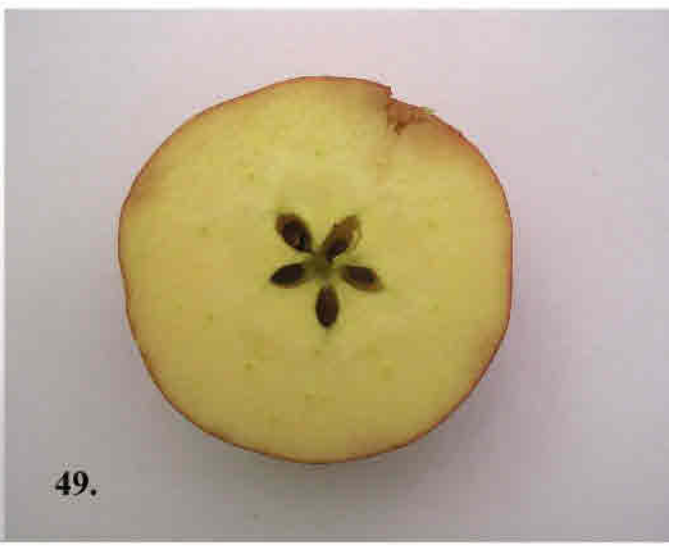
Planche 6 : De la fleur au fruit.

Planche 7 : Diversité des fruits.

46.


47.


48.

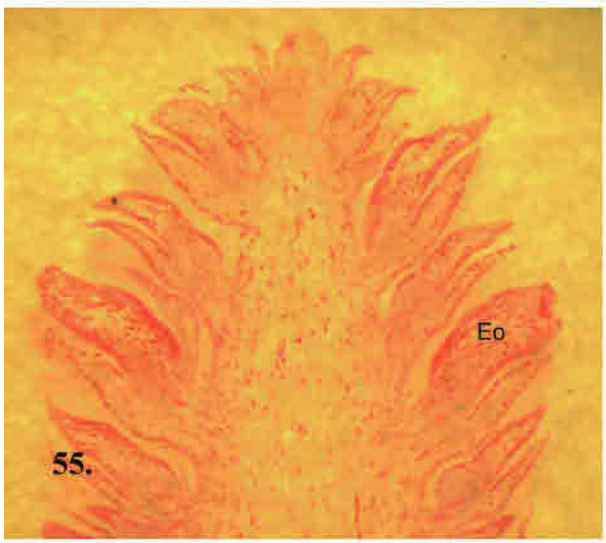

49.

50

51

52.

Planche 8 : Cônes de gymnosperme.

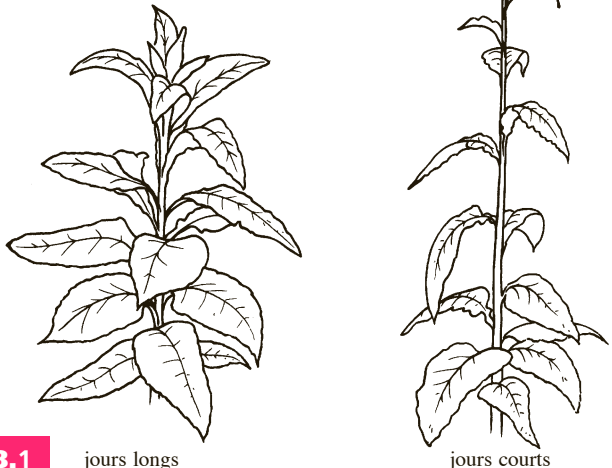


8 Mise à fleur

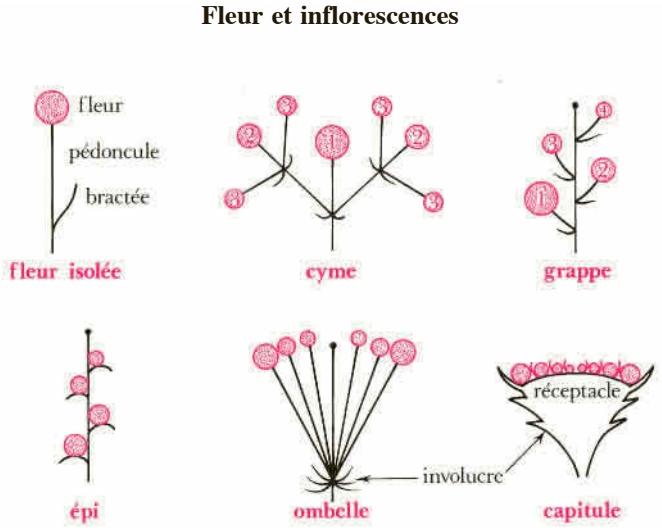
Après un certain temps de végétation dont la durée minimale est caractéristique de chaque espèce (par exemple, pour le blé, l'anneau initial doit édifier au moins 7 feuilles), l'organisme peut entrer en **phase reproductrice**. Ce passage dépend beaucoup des conditions du milieu, et, en particulier, de façon plus ou moins stricte, du rythme d'éclairement (*photopériode*) et du rythme des températures (*thermopériode*). Lorsque cet ensemble de conditions endogènes et exogènes est réalisé, un changement profond intervient dans le fonctionnement du méristème végétatif qui se transforme en **méristème reproducteur**. Il édifiera soit une *fleur isolée*, soit, le plus souvent, un groupe de fleurs ou *inflorescences*. Les morphologistes ont défini des types très variés d'inflorescence qui se ramènent à deux modes de ramification : la **cyme**, dont l'axe principal porte une fleur terminale qui est la première à s'épanouir (développement défini) et la **grappe** (et ses nombreux dérivés : épi, ombelle, capitule) dans laquelle l'axe s'accroît par son extrémité en produisant latéralement des fleurs.

La formation des fleurs résulte d'un **programme de développement** qui se manifeste par plusieurs étapes caractéristiques. Sa mise en action et son déroulement résultent de la coordination de facteurs exogènes (conditions de milieu) et de facteurs endogènes (âge, activité physiologique, expression génique). Grâce à la biologie moléculaire et l'utilisation de mutants, il est possible de définir avec précision quand et comment le rameau foliaire se transforme en groupement de pièces florales.

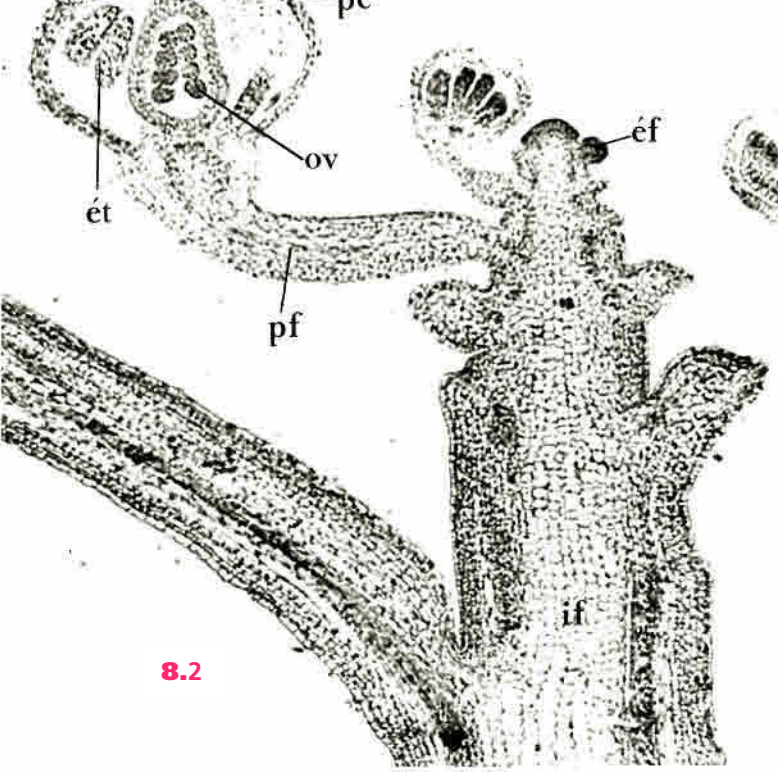
Goethe, dans une théorie restée célèbre, parlait de «*métamorphose*» des feuilles. Les événements qui déclenchent ces transformations sont qualifiés d'**évocation florale**. Ils sont de nature différentes selon les espèces : photopériode (jours longs/jours courts) ; température (vernalisation), ce qui implique la réception et la transformation de signaux de l'environnement ; âge ou **maturité de floraison** (plusieurs dizaines d'années pour les arbres) ; structuration de la plante (au moins 7 feuilles pour le blé, 13 pour la tomate).



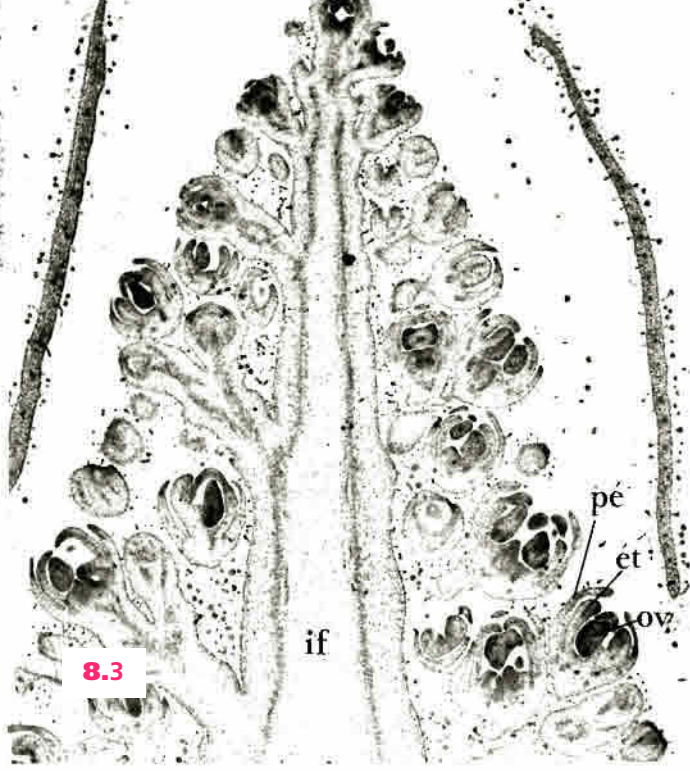
8.1



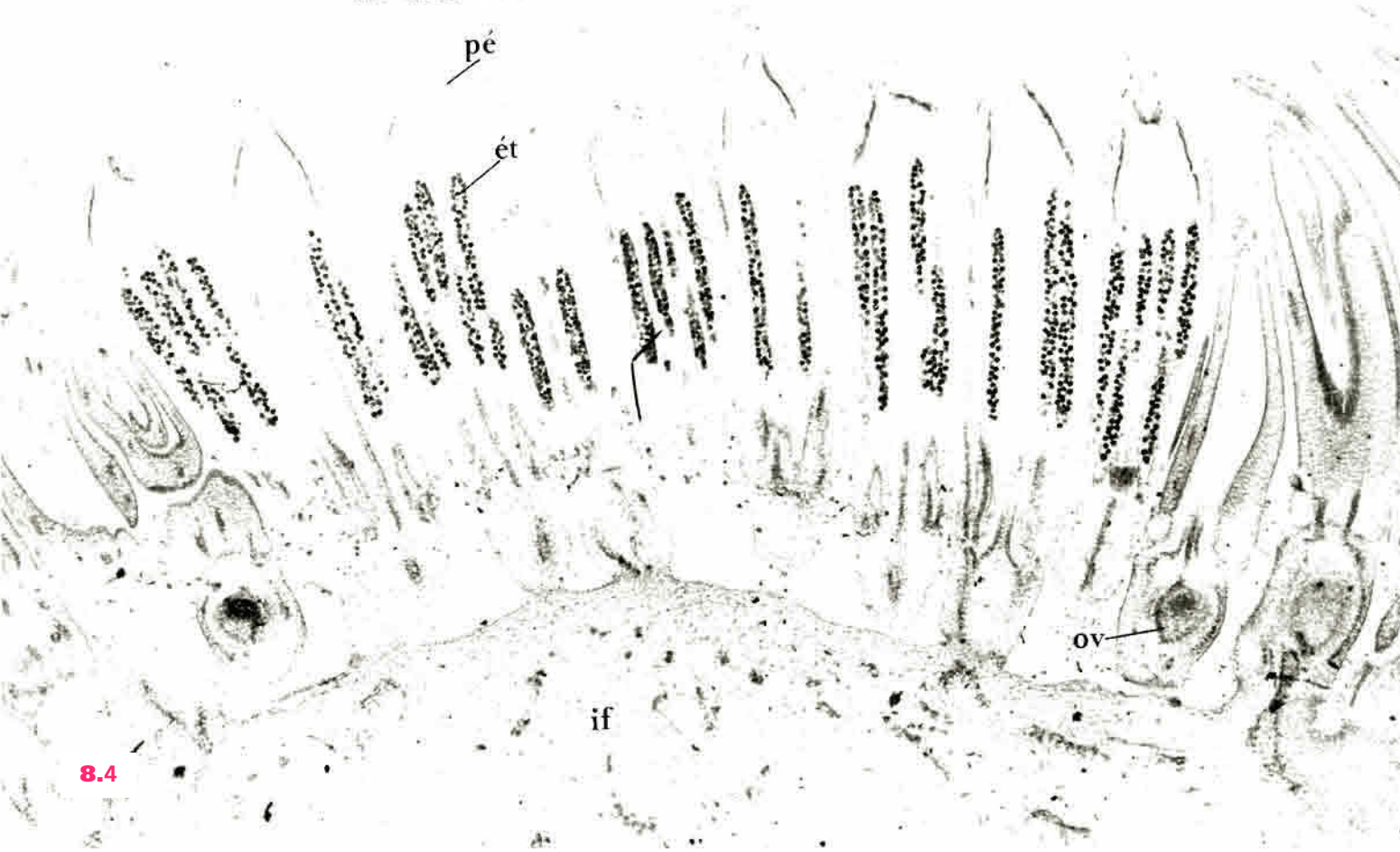
8-1. Passage de l'état végétatif à l'état reproducteur sous l'influence du milieu.
Exemple d'un tabac fleurissant en jour court (*Nicotiana tabacum var. Maryland Mammoth*).



8.2



8.3



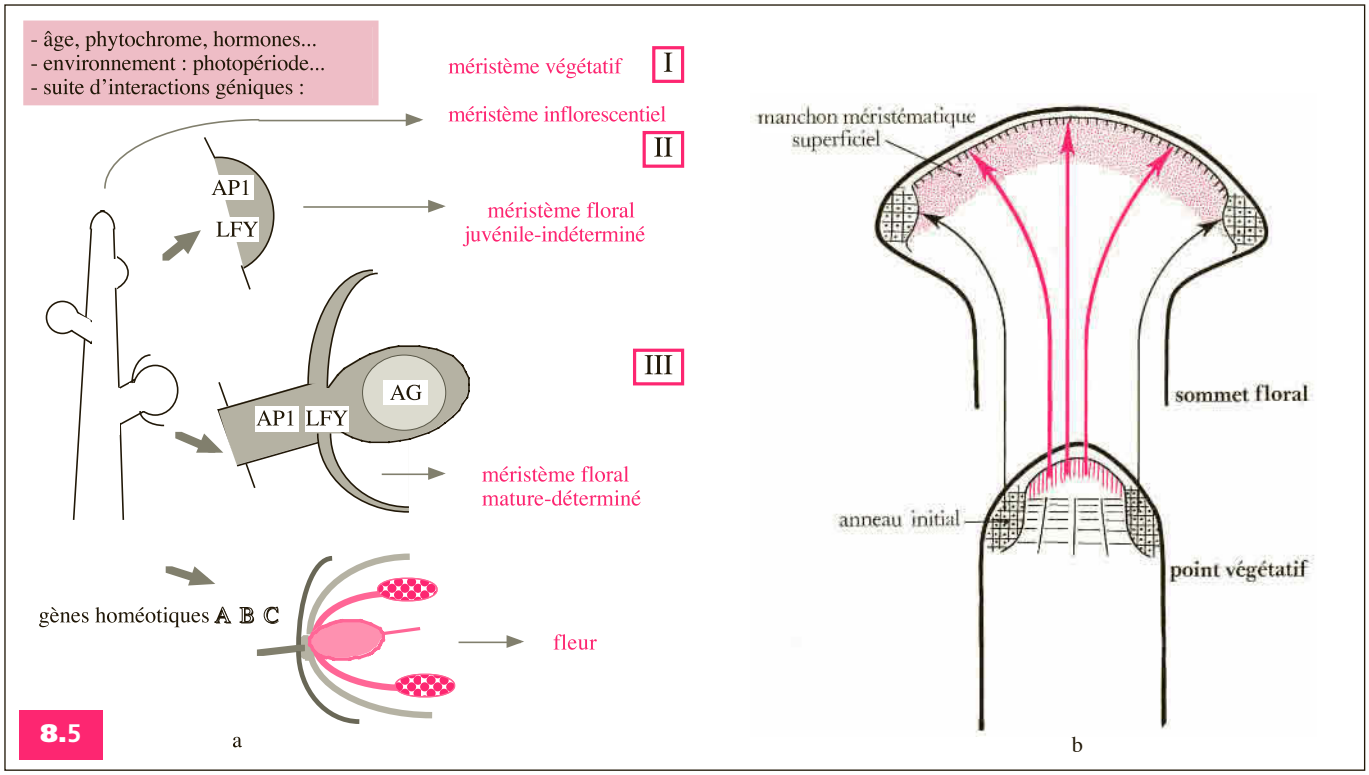
8.4

8-2 à 8-4. Coupes dans des boutons floraux groupés en inflorescences.

8-2. Capselle, grappe à croissance « indéfinie ». – **8-3.** Lilas, grappes composées.

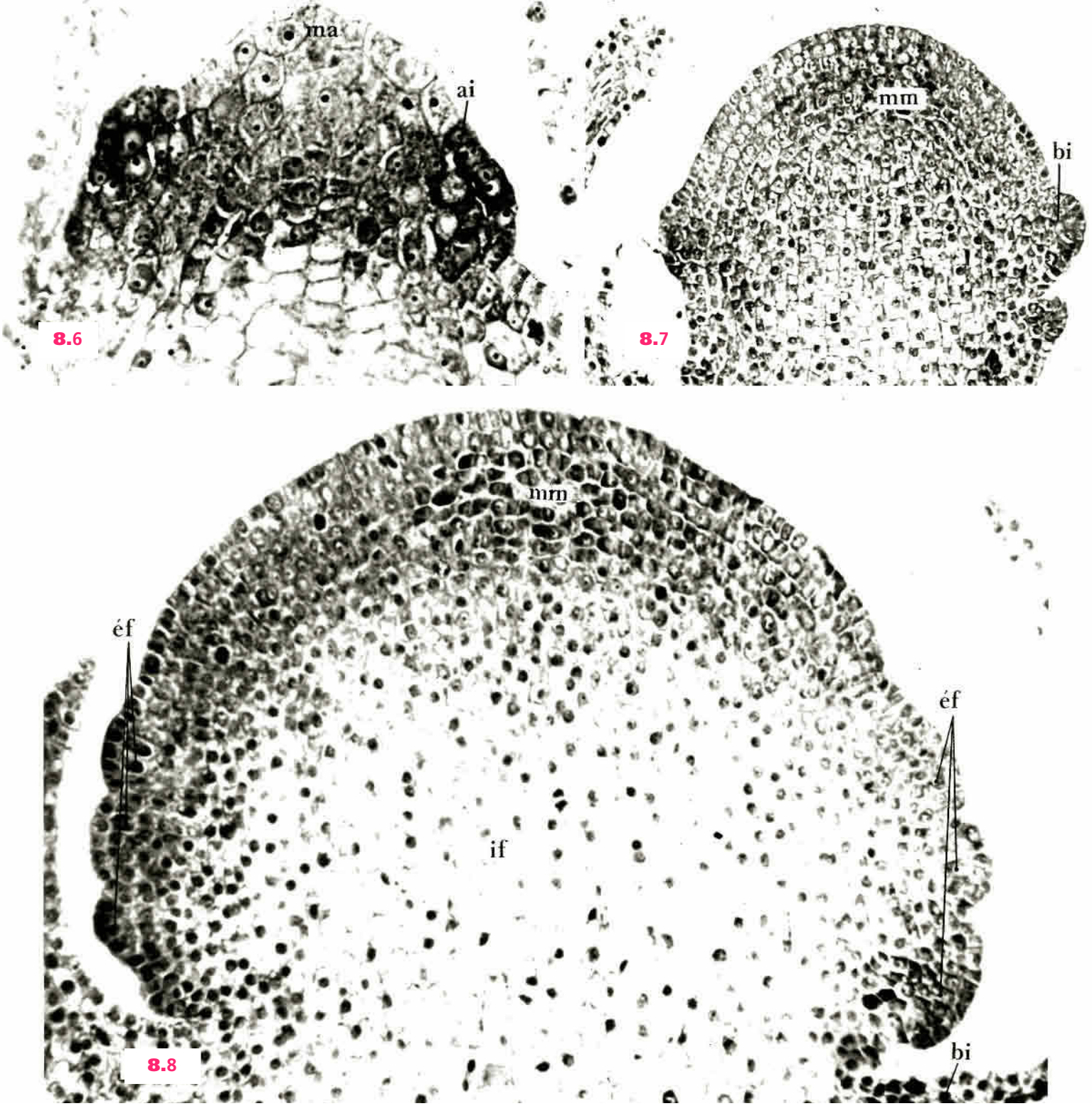
8-4. Chrysanthème des moissons, capitule. **éf,** ébauche florale ; **ét,** étamine ; **if,** axe ou réceptacle inflorescentiel ; **ov,** ovaire et ovules ; **pé,** périanthe ; **pf,** pédoncule floral.

Il est nécessaire également qu'il y ait activation coordonnée de gènes particuliers (**détermination génique**) qui contrôlent l'identité des méristèmes reproducteurs. Ainsi, dans plusieurs espèces, dont *Arabidopsis thaliana*, modèle de référence international (*cf.* pages 134-137), un gène *Leafy*, régulant, avec d'autres, le développement de l'inflorescence, a été identifié et cloné.
Ainsi, il convient de bien distinguer :
– les méristèmes caulinaires végétatifs (type I) ; ils produisent des unités qui se répètent indéfiniment (feuille et sous-bassement) ;
– les méristèmes inflorescentiels (type II) dont les cellules ont des compétences nouvelles pour répondre à des signaux appropriés et sont des stades intermédiaires ;
– les méristèmes floraux (type III) qui donnent, en particulier, les organes reproducteurs et les lieux de méiose, mais ne se régénèrent pas.
Le programme de développement floral aboutit à la formation des graines et à la mort des autres territoires cellulaires.
Le capitule des Astéracées constitue un matériel favorable pour mettre en évidence de façon spectaculaire par des méthodes cytochimiques (test de Brachet) les transformations qui interviennent dans l'apex. On reconnaît trois phases successives. La **phase végétative** avec anneau initial produisant rythmiquement, comme nous l'avons vu, des feuilles alternes. L'anneau initial s'épuise en produisant les bractées de l'inflorescence. Des mitoses nombreuses se produisent alors dans la zone axiale. Elle crée un abondant matériel dédifférencié qui accroît le



8.5

8-5. Du méristème végétatif au méristème floral.
a. Contrôle de l'identité du méristème floral dans une grappe. Sous l'influence de l'action de facteurs extrinsèques ou intrinsèques, l'expression successive et coordonnée de gènes produit la transformation du méristème végétatif (stade I) en méristème inflorescentiel (stade II), puis détermine la construction progressive du méristème floral (stade III), et enfin de la fleur. Schéma établi pour *Arabidopsis thaliana* (*cf.* p.124). Gènes : AP1, *Apetala* ; LFY, *Leafy* ; AG, *Agamous* (d'après Hong Ma, modifié). **b.** Transformation d'un apex végétatif en sommet floral (d'après L. Plantefol).



8-6 à 8-8. Transformation du méristème végétatif en méristème inflorescentiel puis en méristème floral.
Exemples d'un capitule de Composées : le chrysanthème des moissons. Coloration : vert de méthyle - pyronine (clichés A. Nougarède).

8-6. Phase végétative. Mise en évidence de l'anneau initial, **ai**, où les cellules sont très denses et la zone axiale en attente, **ma**, peu active (*cf.* fig. 3.12, **stade I**) (× 600).

8-7. Début de formation du sommet floral. Élargissement et homogénéisation de l'apex en manchon méristématique, **mm**, uniformément pyroninophile (**stade II**). (× 300).

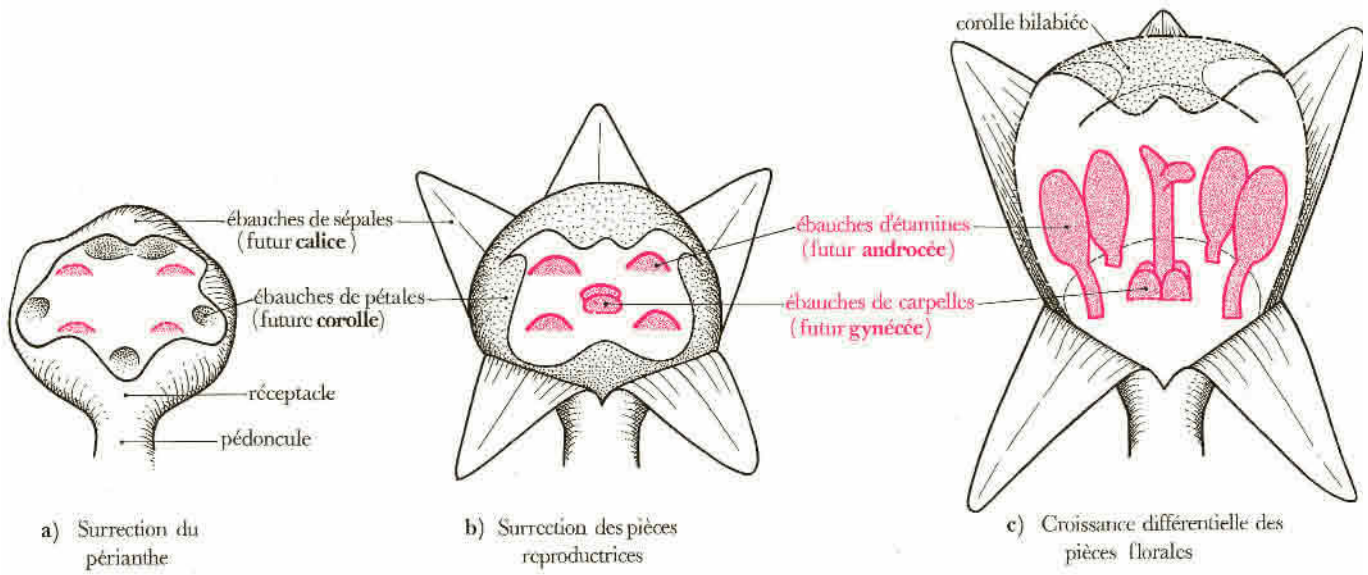
8-8. Stade plus avancé. Mise en place du réceptacle, **if**, du capitule avec, en périphérie, après formation des bractées de l'inflorescence, **bi**, apparition des premières ébauches de méristèmes floraux, **ef**, (**stade III**). (× 250).

sommet dont la forme est très bombée et l'aspect homogène. C'est un large manchon méristématique, très actif et riche en ARN, recouvrant la zone centrale vacuolisée (futur réceptacle du capitule). Cette période est suivie par la **phase reproductrice** au cours de laquelle sont formées très rapidement, de la périphérie jusqu'au centre, les ébauches florales. Des modalités comparables de passage d'une phase végétative, à une phase inflorescentielle, puis à une phase florale proprement dite, existent dans des familles très variées construisant des formes diverses d'inflorescence.

Ainsi, la mise à fleur engage le méristème caulinaire dans une voie nouvelle : sa structure et son fonctionnement changent. Nous avons vu (p. 32) qu'une caractéristique de l'anneau initial est d'être restauré régulièrement après chaque initiation foliaire, d'où une organogenèse illimitée des tiges feuillées. Au contraire, la construction florale utilise la totalité du méristème résiduel ; aucune restauration n'étant plus assurée, *l'évolution est maintenant limitée*. À « **l'embryogenèse végétative indéfinie** » s'oppose ainsi « **l'embryogenèse reproductrice définie** ».

La disparition du rythme plastochronique et la mise en place en phase préflorale d'un matériel cellulaire disponible expliquent la rapidité généralement constatée de l'initiation des pièces florales. Les ébauches de **sépales** constituant le **calice** apparaissent les premiers. La **corolle** se différencie ensuite avec soulèvement, successif ou simultané, des primordiums de **pétales**. Sépales et pétales forment le **périanthe**, stérile et protecteur de la fleur. Leur structure rappelle encore beaucoup celle d'une feuille quoique la fonction assimilatrice y soit réduite ou nulle. Les ébauches d'étamines, constituant l'**androcée**, se soulèvent ensuite. Au centre les **carpelles** formant le **gynécée** ou **pistil** sont habituellement les derniers formés des organes floraux.

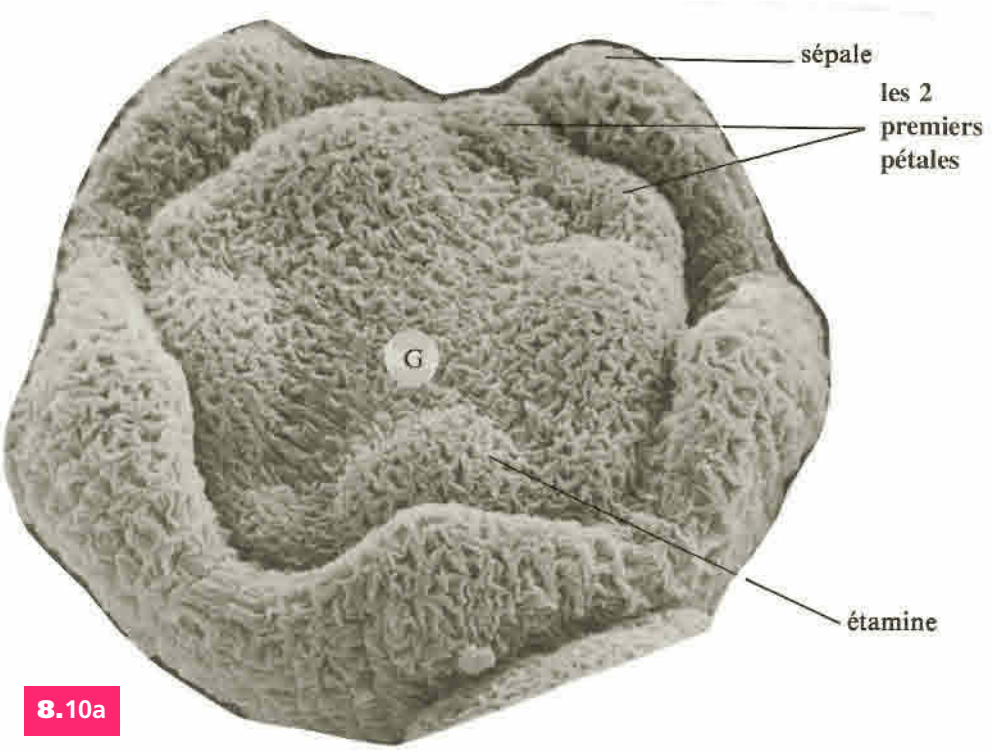
Dans une fleur, les organes reproducteurs n'arrivent pas obligatoirement en même temps à maturité ; si bien qu'une fleur *morphologiquement hermaphrodite* peut être *physiologiquement unisexuée*. Le plus souvent, la fleur est d'abord mâle ; elle est dite *protandre* (Apiacées, Lamiacées, Astéracées…). Lorsqu'elle est d'abord femelle (aristoloche, plantain…), elle est dite *ptotogyne*.



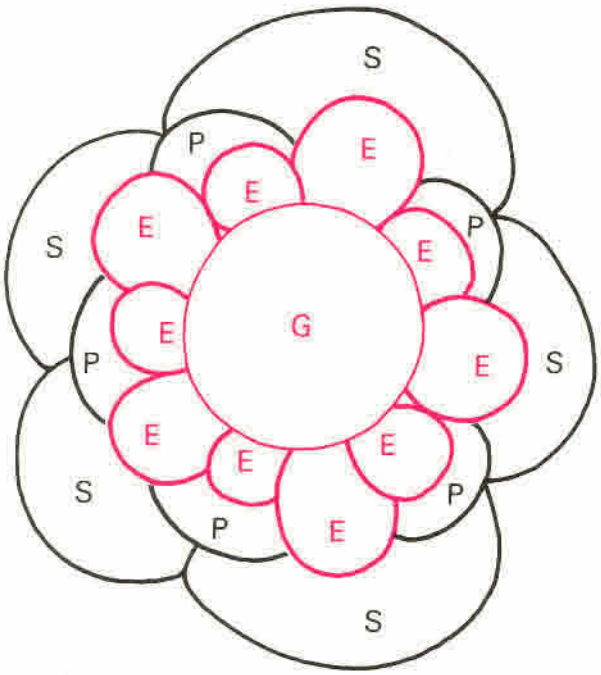
8.9

8-9. Émergence des pièces florales chez le lamier blanc.

8-10. Dissection de méristèmes floraux (comparer avec 3-6), montrant l'initiation des pièces en verticilles concentriques.
a. Lamier blanc correspondant au schéma 8-9a ci-contre (× 200).
b. Silène : jeune bouton (× 650, cliché C. Besnard) et schéma d'interprétation lorsque toutes les pièces sont initiées. La fleur de silène est très proche de celle de stellaire (page suivante). Ébauches des : **E,** étamines ; **P,** pétales ; **S,** sépales ; **G,** emplacement du futur gynécée.



8.10a

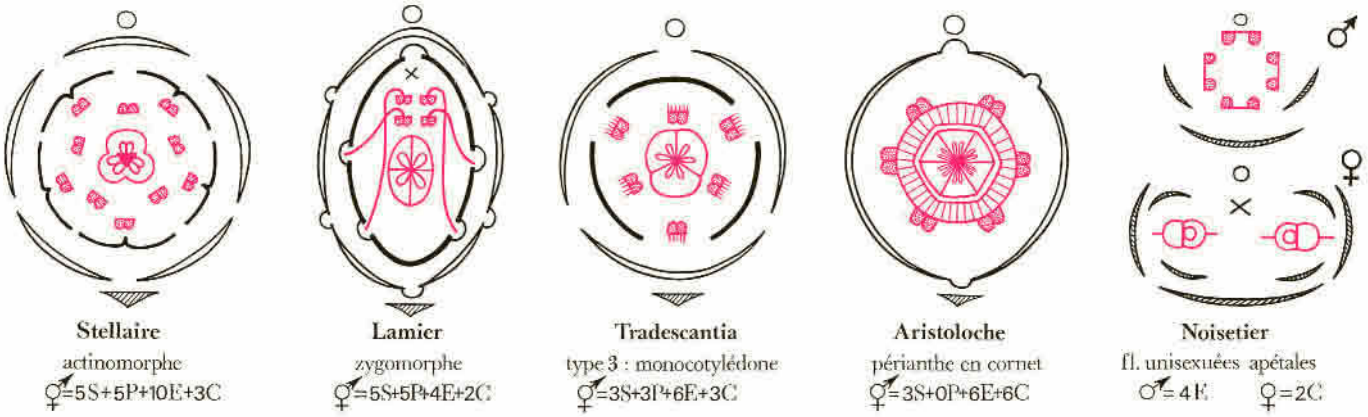


8.10b

Le périanthe n'est pas seulement protecteur ; c'est lui qui transforme habituellement la fleur en **appareil vexillaire** (de *vexillum* : étendard) et la rend très apparente (d'où l'appellation de Phanérogames). Les couleurs sont dues à l'accumulation des pigments qui se concentrent, suivant les espèces, soit dans les plastes (les chloroplastes se transforment en chromoplastes riches en caroténoïdes jaunes ou oranges), soit dans les vacuoles qui se chargent notamment d'antocyanes passant du rouge au bleu suivant le pH.
Aux variétés infinies de formes et de couleurs, surtout de la corolle, s'ajoutent l'émission d'odeur par des cellules épidermiques et la production de liquides sucrés par des cellules sécrétrices spécialisées groupées en *nectaires*. Ceci est en rapport avec un caractère biologique très remarquable de l'appareil reproducteur qui est tourné vers une attraction d'*animaux butineurs*, les insectes surtout, qui seront nécessaires au transport du pollen et à la fécondation (chapitre 14).
La **préfloraison** est le mode de disposition des pièces florales dans le bouton. Elle est caractéristique des espèces et souvent des familles et est utilisée en Systématique. Le plan d'organisation de la fleur à maturité est représenté sous forme d'un *diagramme* c'est-à-dire sa projection sur un plan perpendiculaire à l'axe. Par convention, on place l'axe de l'inflorescence en haut (côté antérieur), la bractée axillante éventuelle en bas (côté postérieur). Ce diagramme n'indiquant pas les rapports de positon verticaux, on l'accompagne d'une *coupe longitudinale* de la fleur. La *formule florale* indique le nombre des pièces qui la constituent.

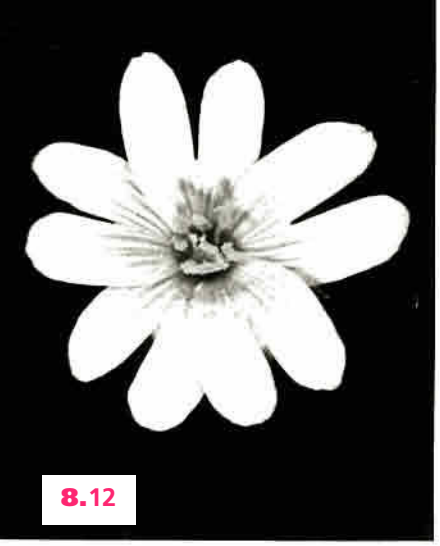
Dans les familles primitives (Renonculacées), les pièces florales, en nombre indéterminé et indépendantes les unes des autres, sont insérées sur des spirales (*fleur spiralée*). Dans les familles plus évoluées, on passe progressivement à une fleur *cyclique* où les pièces sont disposées typiquement en 4 ou 5 verticilles. Le nombre des pièces de chaque cycle est variable : le type 3 ou **trimérie** est fréquente chez les Monocotylédones, le type 5 ou **pentamérie** chez les Dicotylédones. Il y a, en général, *alternance des pièces florales* d'un cycle à l'autre.

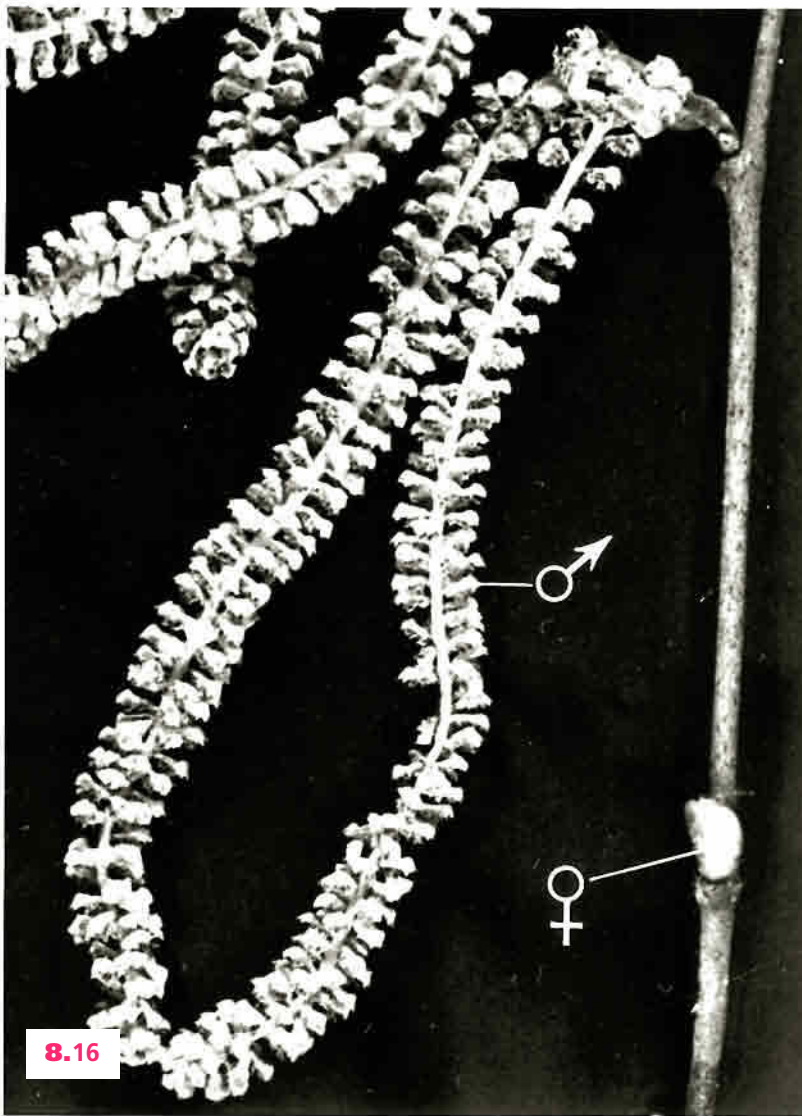
Certaines fleurs ont une symétrie axiale : elles sont dites régulières ou **actinomorphes**. D'autres, dites irrégulières ou **zygomorphes**, ont une symétrie par rapport à un plan qui est, le plus souvent, antéro-postérieur. Typiquement, la fleur des Angiospermes est hermaphrodite. Il est fréquent qu'une partie des pièces d'un verticille avorte ou qu'un verticille entier soit manquant. Si le verticille manquant est l'un des verticilles sexuels, la fleur est *unisexuée*, mâle (♂) ou femelle (♀) (ex. noisetier). Les fleurs unisexuées peuvent être portées par le même individu : la plante est **monoïque** ou par des individus séparés : la plante est **dioïque**.



8.11

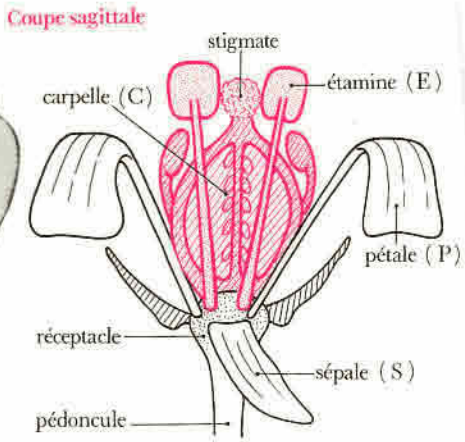
8-11. Diagrammes des types floraux illustrés sur la page ci-contre.

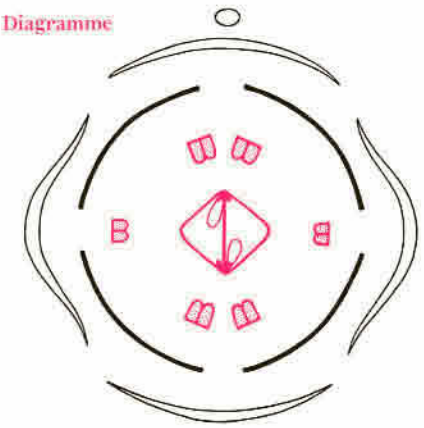




8-12 à 8-16. Quelques exemples d'organisation florale.
8-12. Stellaire (*Stellaria holostea*, Caryophyllacées). – **8-13.** Lamier (*Lamium album*, Labiées). – **8-14.** Tradescantia (*Tradescantia* sp., Commélinacées). – **8-15.** Aristoloche (*Aristolochia clematitis*, Aristolochiacées). – **8-16.** Noisetier (*Corylus Avellana*, Corylacées). Fleurs unisexuées : les mâles, nombreuses, sont groupées en inflorescences pendantes ou chatons.

8.17



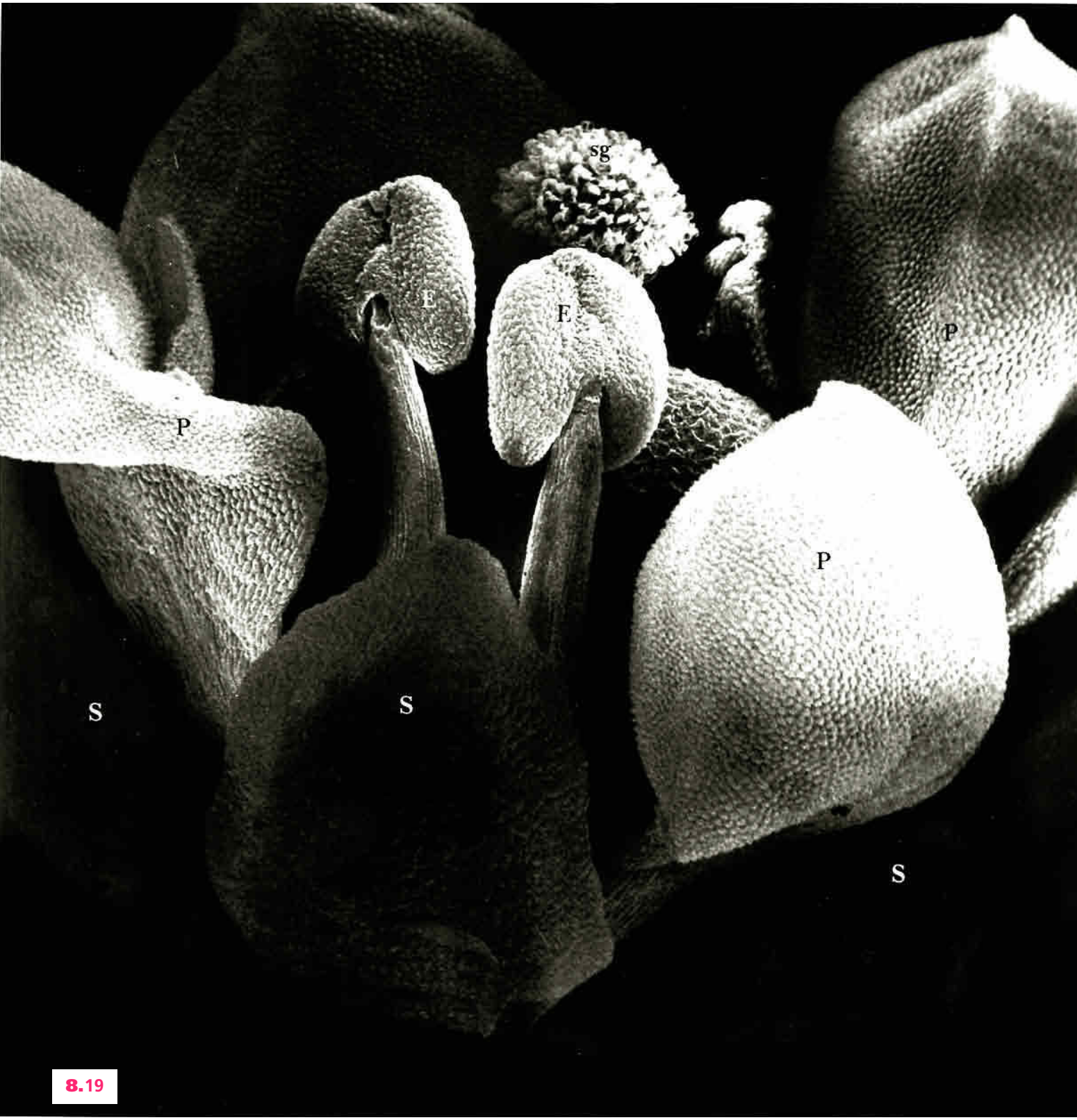


Formule florale

♂ ♀ = 4S + 4P + (2+4)E + 2C

8.18

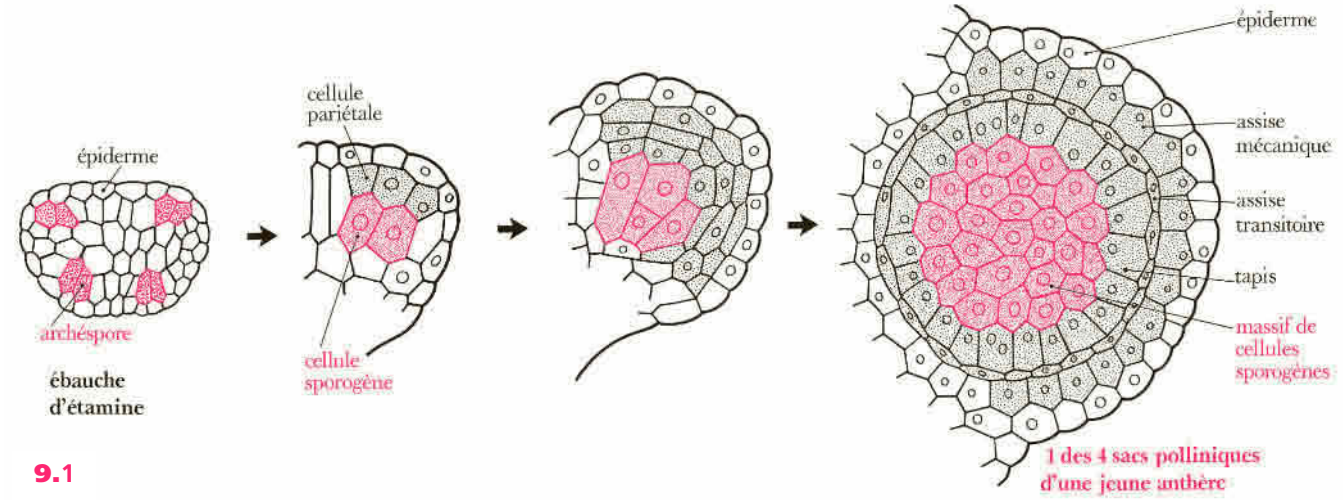
8-17 et 8-18. Organisation générale d'une fleur de capselle (*Capsella Bursa-Pastoris*, Brassicacés) (× 50).
Pétales disposés en croix (d'où nom de la famille), 6 étamines dont 4 plus grandes (androcée tétradyname).



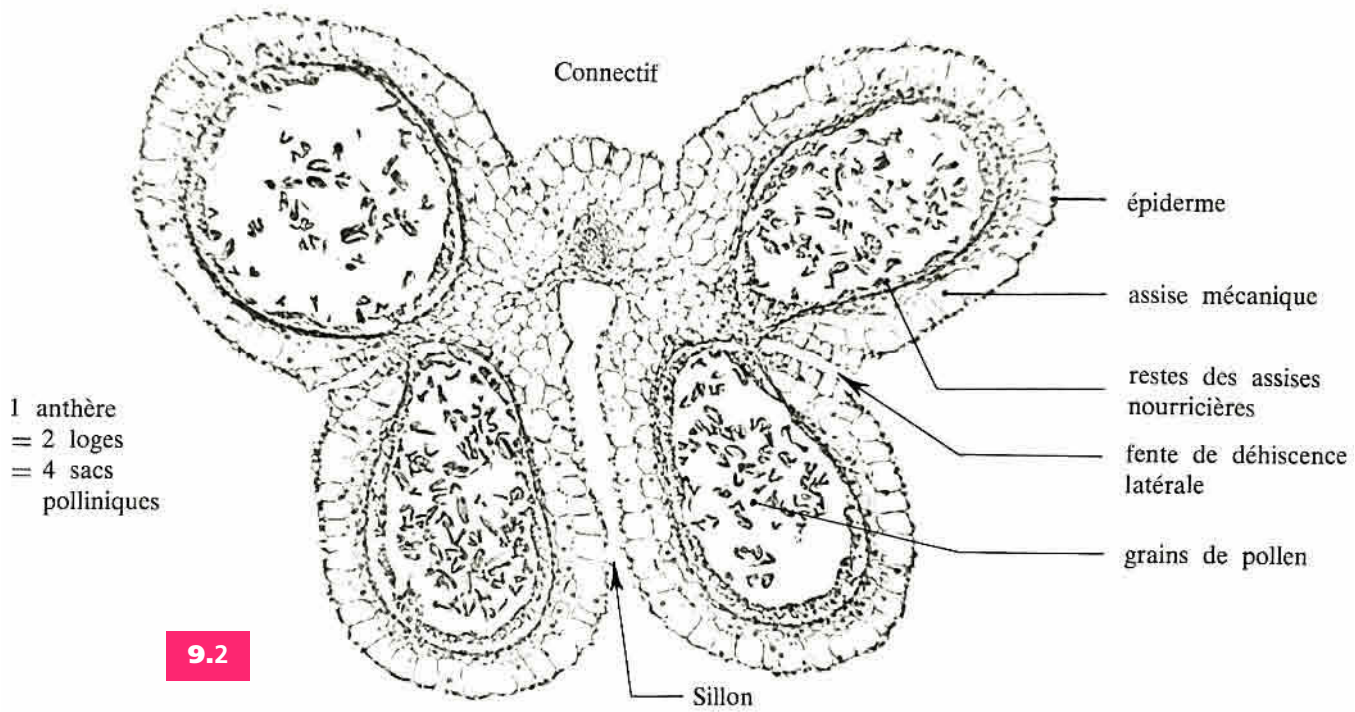
8-19. Détail des pièces florales d'une fleur de capselle.
E, étamine ; **S,** sépale ; **sg,** stigmate ; **P,** pétale (× 90).

9 Étamine et pollen

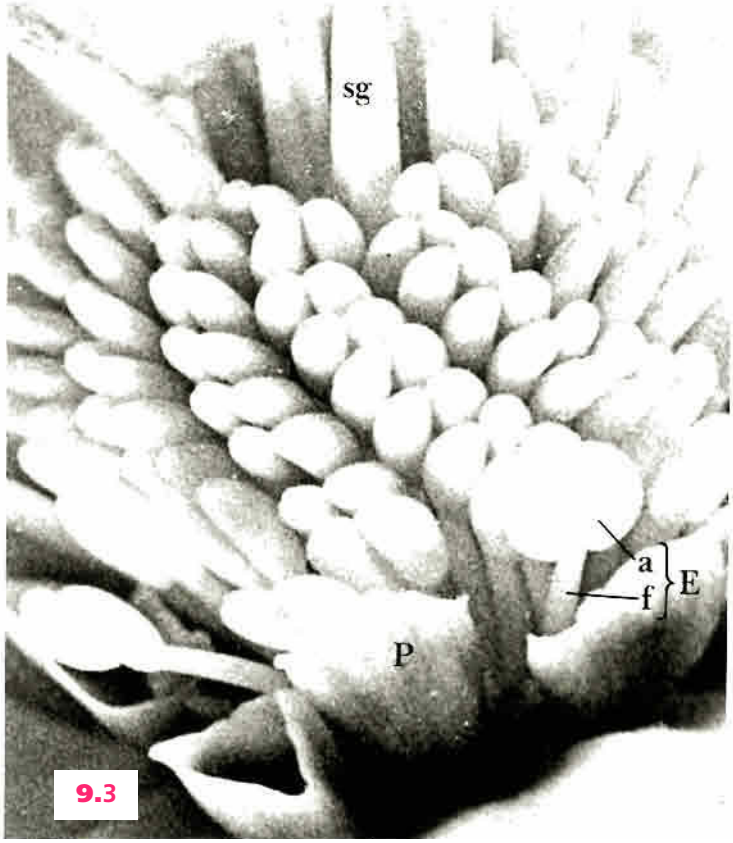
Une étamine comprend :
– le **filet**, pédoncule par lequel elle s'insère sur le réceptable ; il est parcouru par un faisceau conducteur qui se prolonge dans le *connectif* ;
– l'**anthère**, formée de 2 loges situées de part et d'autre du connectif ; elles renferment chacune 2 sacs polliniques coalescents à maturité où se forment les grains de pollen (un sac pollinique équivaut à un microsporange). Dans la plupart des cas, les étamines sont insérées sur 1 (isostémonie) ou 2 (diplostémonie) verticilles, isomères des autres verticilles ; plus rarement, l'insertion est spiralée et le nombre d'étamines indéterminé (polystémonie).
Les verticilles d'étamines alternent généralement avec ceux du périanthe. Les étamines sont alternées avec les pétales et sont en face des sépales. L'alternance est parfois troublée ; c'est le cas de l'obdiplostémonie où le premier verticille staminal est en face des pétales, le second en face des sépales (Caryophyllacées, Rutacées, Géraniacées).
Si la forme de l'étamine est bien définie et très distincte d'une structure foliaire, l'ensemble de l'androcée présente de nombreuses variations d'une espèce à l'autre. Ces variations sont dues principalement à la réduction, à la multiplication ou à la concrescence des étamines.
Lorsque l'étamine avorte, son anthère est atrophiée et ne produit pas de pollen ; elle devient une *staminode* (aconit, érodium). Les multiplications et ramifications sont fréquentes ; certains ricins et millepertuis ont ainsi plusieurs centaines d'anthères.
Les étamines, nées indépendantes, peuvent établir des soudures entre elles au cours de leur développement. Les anatomoses se font soit par les filets, soit par les anthères. Les mauves, par exemple, ont des filets soudés en un tube creux autour du gynécée ; les Astéracées ont des anthères qui se réunissent autour du style (d'où le nom de Synanthérées – du préfixe *syn* : soudure et d'anthère – qui est également donné à cette famille). L'androcée peut être associé aux autres pièces florales. Un cas remarquable est celui des Orchidées dont la fleur possède typiquement une seule étamine qui est intimement liée aux stigmates.
Ces variations systématiques de l'androcée sont telles que Linné avait établi une classification des plantes à fleurs d'après le nombre des étamines.
L'étamine est d'abord un petit mamelon méristématique sur le réceptacle floral, de section quadrangulaire. À chaque angle de l'ébauche staminale, des cellules sous-épidermiques contituent des **archéspores** qui produisent par division péricline, une **cellule pariétale** sous-épidermique et une **cellule sporogène** plus interne.

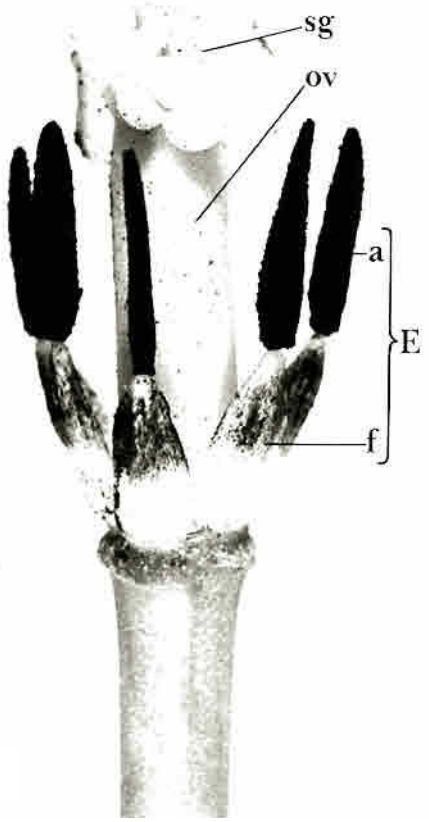


9-1. Mise en place des types cellulaires dans une jeune anthère.



9-2. Anthère mûre. Coupes transversale. Lis (× 20).

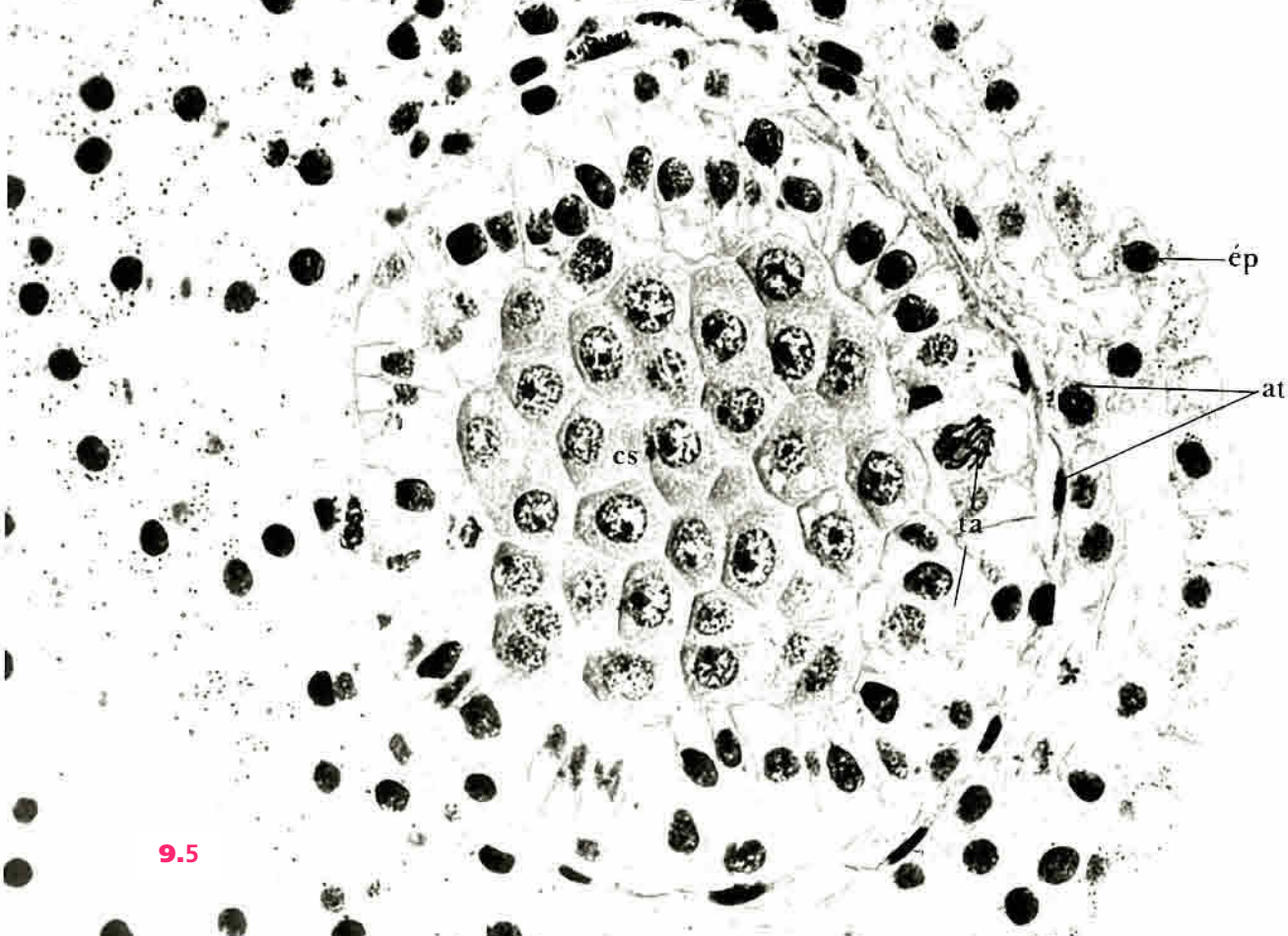




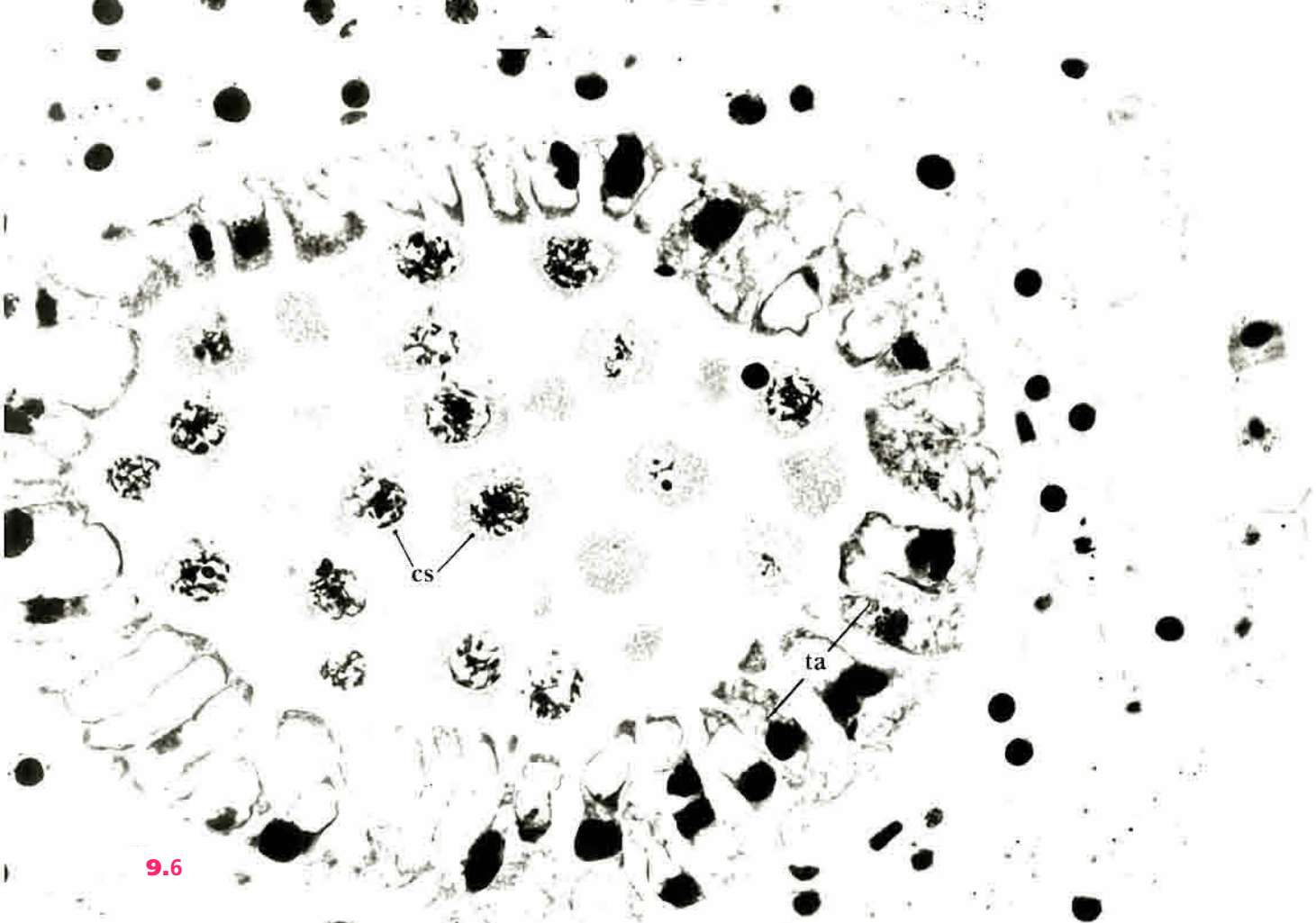
9-3 et 9-4. Androcées.

9-3. n étamines disposées en hélices. Hellébore.

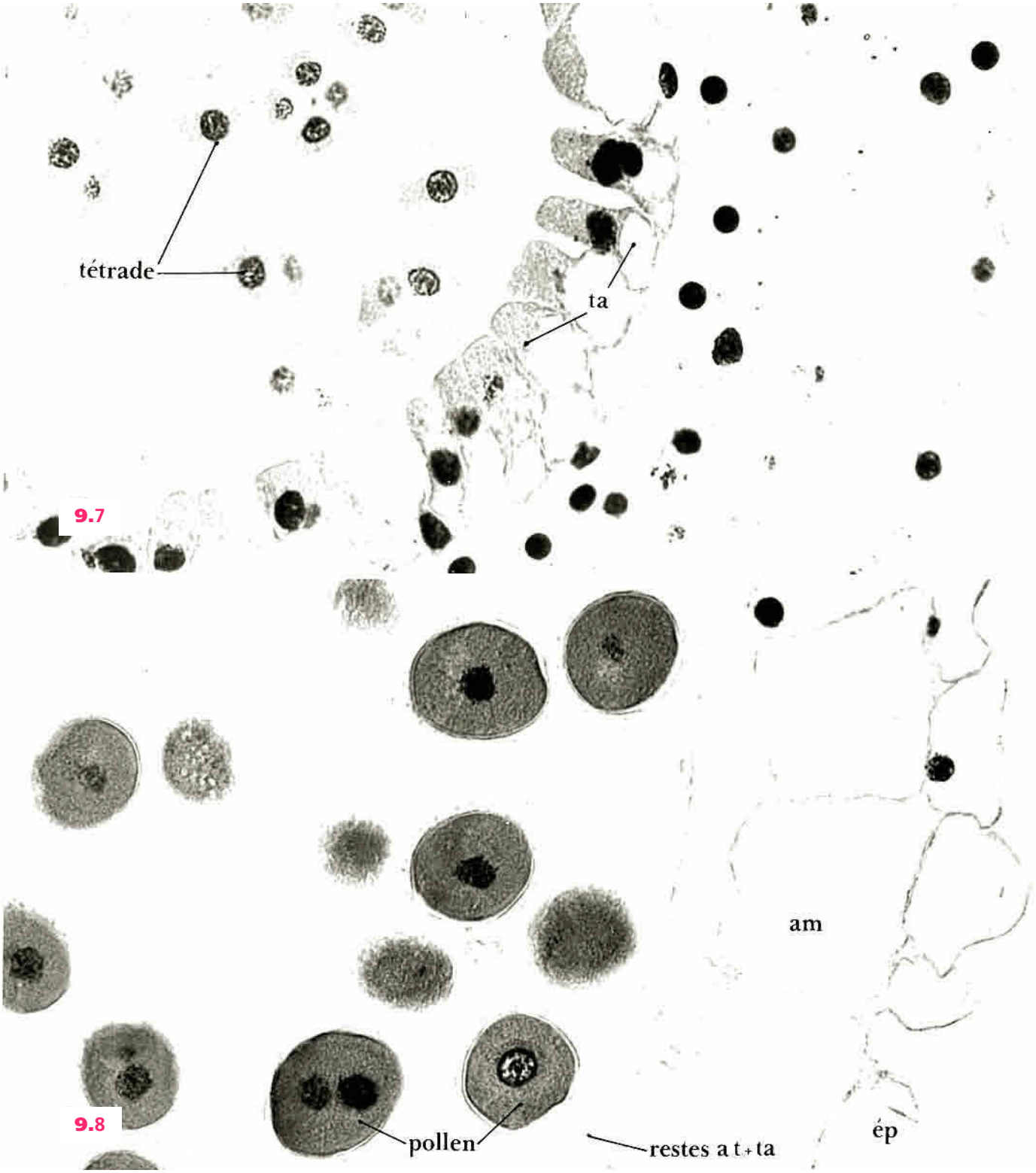
9-4. 6 étamines disposées en cycles. Tulipe. **a,** anthère ; **E,** étamine ; **f,** filet ; **ov,** ovaire ; **P,** pétale ; **sg,** stigmate.



9.5



9.6



9-5 à 9-8. Détails d'une anthère. **ép**, épiderme, **at**, assise transitoire, **ta**, tapis, **cs**, cellules sporogènes, **am**, assise mécanique.

La **cellule pariétale** est à l'origine du *tapis* (assise cellulaire interne à activité sécrétrice intense, nourricière des microspores), des *assises transitoires* qui dégénèrent rapidement et de la future *assise mécanique*. Cette dernière édifie sur ses parois des dépôts lignifiés discontinus qui provoqueront la déhiscence de l'anthère mûre : la paroi cellulosique se dessèche et se rétracte alors que la région lignifiée résiste. Cette distorsion provoque l'ouverture de l'anthère le long des régions de moindre résistance (fente de déhiscence).

La **cellule sporogène** se multiplie et engendre un massif de cellules aux noyaux volumineux dont chacun va subir la **méiose**. La méiose aboutit à 4 cellules haploïdes ou **tétraspores** (groupées initialement en tétrades), homologues des microspores des Ptéridophytes. Chaque tétraspore subit une maturation qui la transforme en un grain de pollen. En fin de méiose, la *tétrade* est enrobée par une épaisse paroi formée de callose. Les tétraspores vont alors sécréter une paroi individuelle (protoexine). D'abord polysaccharidique, cette paroi se structure en se chargeant d'un haut polymère, dur et compact, la **sporopollénine** (polymères de caroténoïdes et d'esters de caroténoïdes avec ponts oxygène). Elle se transforme en **exine**.

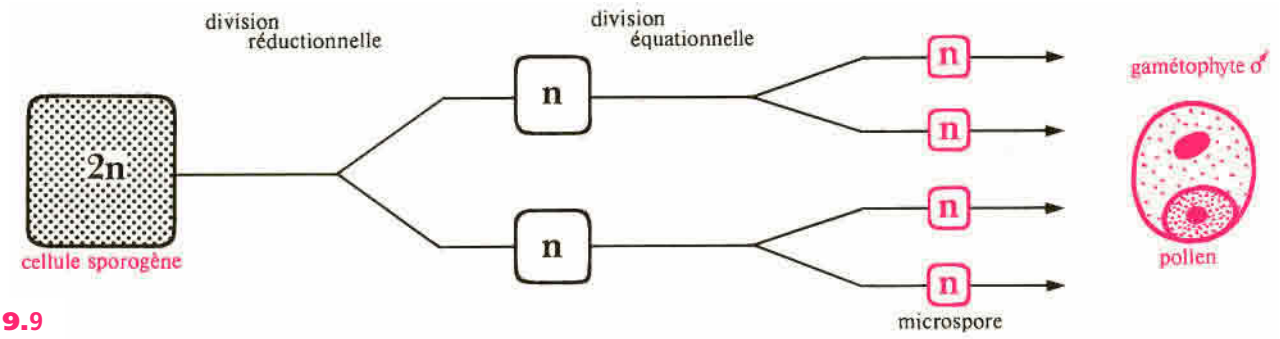
Lorsque les jeunes pollens sont libérés dans le sac pollinique, une deuxième paroi pectocellulosique est mise en place contre le plasmalemme, **l'intine**.

À maturité, le noyau haploïde se divise en **noyau végétatif** ou **noyau génératif**. Ce dernier s'entoure d'une fine paroi pectocellulosique qui isole une *cellule générative* et une *cellule végétative*. **Ces deux seules cellules constituent le gamétophyte mâle**.

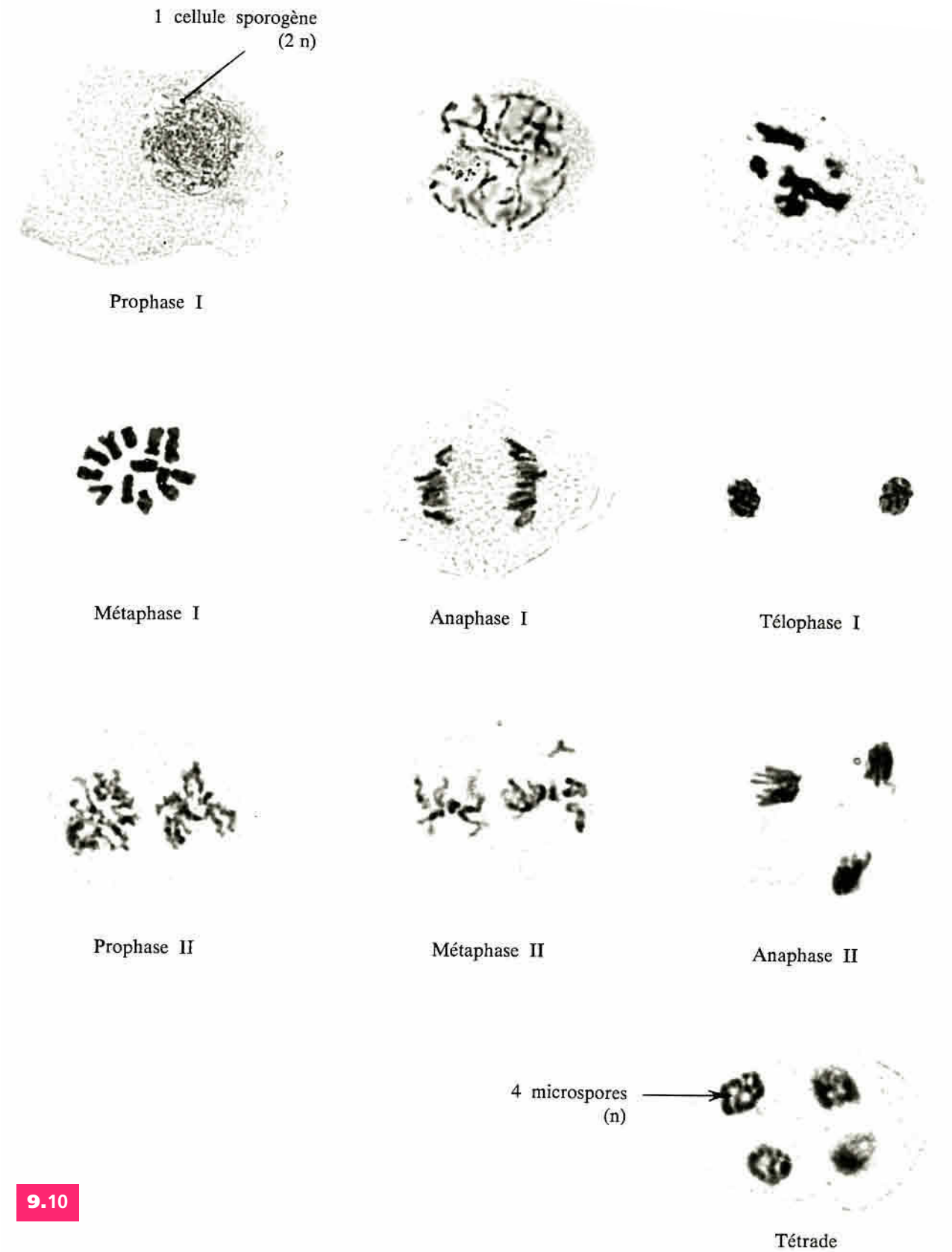
La cellule générative est petite et dépourvue de réserves ; son noyau se divisera en donnant les deux noyaux mâles intervenant dans la fécondation (il n'y aura pas individualisation de spermatozoïdes libres). La cellule végétative présente au contraire, une activité de synthèse qui se traduit par l'accumulation de réserves variées (amidon dans les plastes, lipides et protéines dans le hyaloplasme) ; ces réserves serviront ultérieurement à construire le tube pollinique.

À la fin du développement de l'étamine, les grains de pollen ont assimilé le liquide riche en polysaccharides produit par la fonte des cellules du tapis ; en même temps, l'enveloppe callosique qui entourait les tétrades est hydrolisée et résorbée. Les quatre sacs polliniques de l'anthère constituent alors des cavités sèches remplies de grains de pollen pulvérulents. La dessiccation de l'anthère provoque sa déhiscence et la libération des pollens à l'extérieur.

Dans le cycle, l'haplophase mâle est donc réduite de façon extrême (2 cellules). Des expériences récentes ont cependant révélé des potentialités très remarquables du gamétophyte. Lorsque des anthères mûres sont mises en culture *in vitro*, le contenu pollinique se divise, en dehors de toute influence femelle et sans qu'une fécondation intervienne. Un massif cellulaire ou *cal* s'édifie. Si les conditions nutritives sont favorables, des phénomènes de différenciation cellulaire s'installent et des plantes entières avec leurs tissus et leur organisation habituelle peuvent être obtenues (par exemple de tabac, d'asperge…). Ces «*plantes sans mères*» ont un stock chromosomique haploïde.

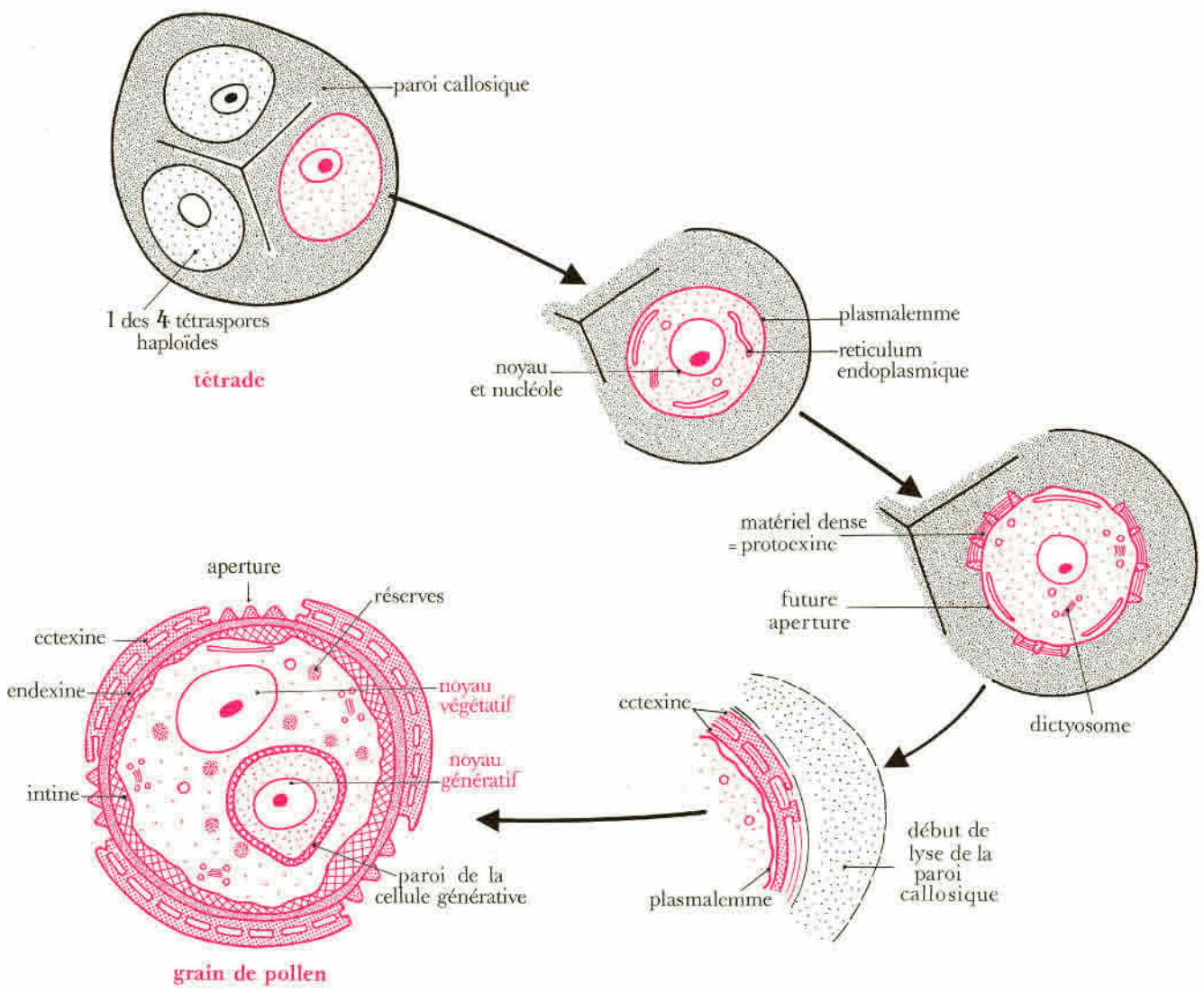


9-9. Dérivés d'une cellule sporogène dans une anthère.



9.10

9-10. Stades caractéristiques de la méiose dans l'anthère de lis. (clichés D. Robert) (× 1 000).

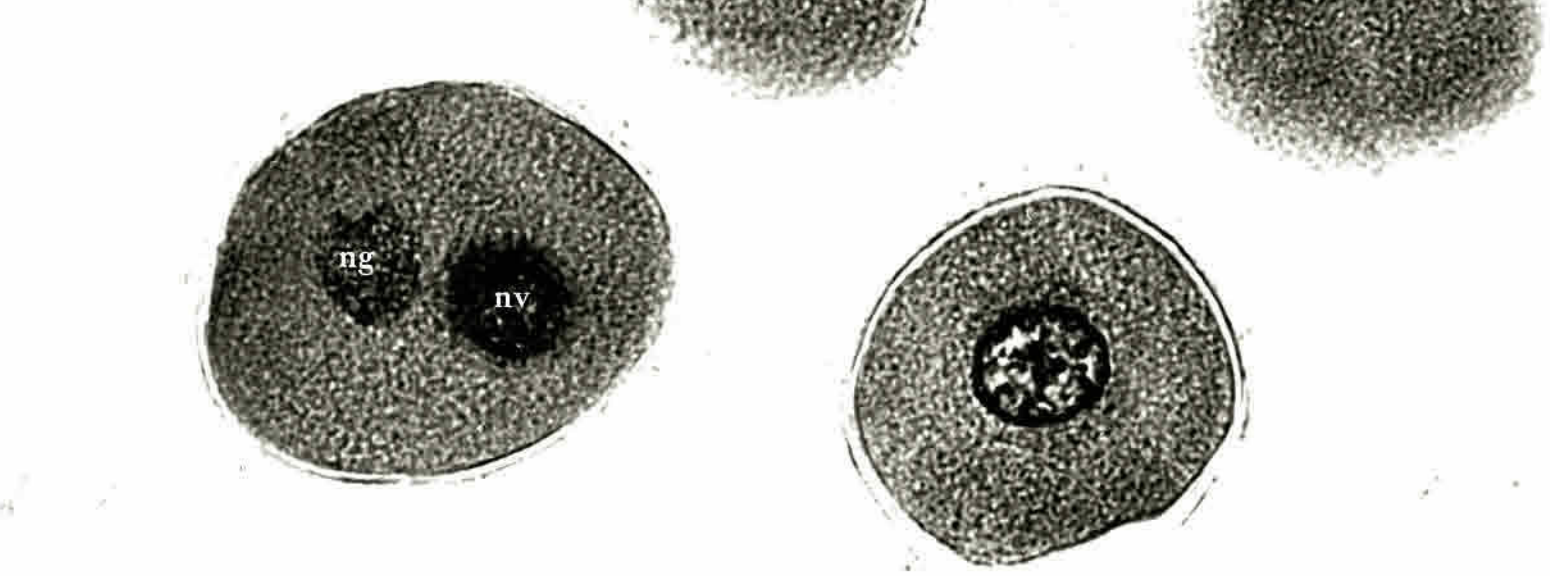


9.11

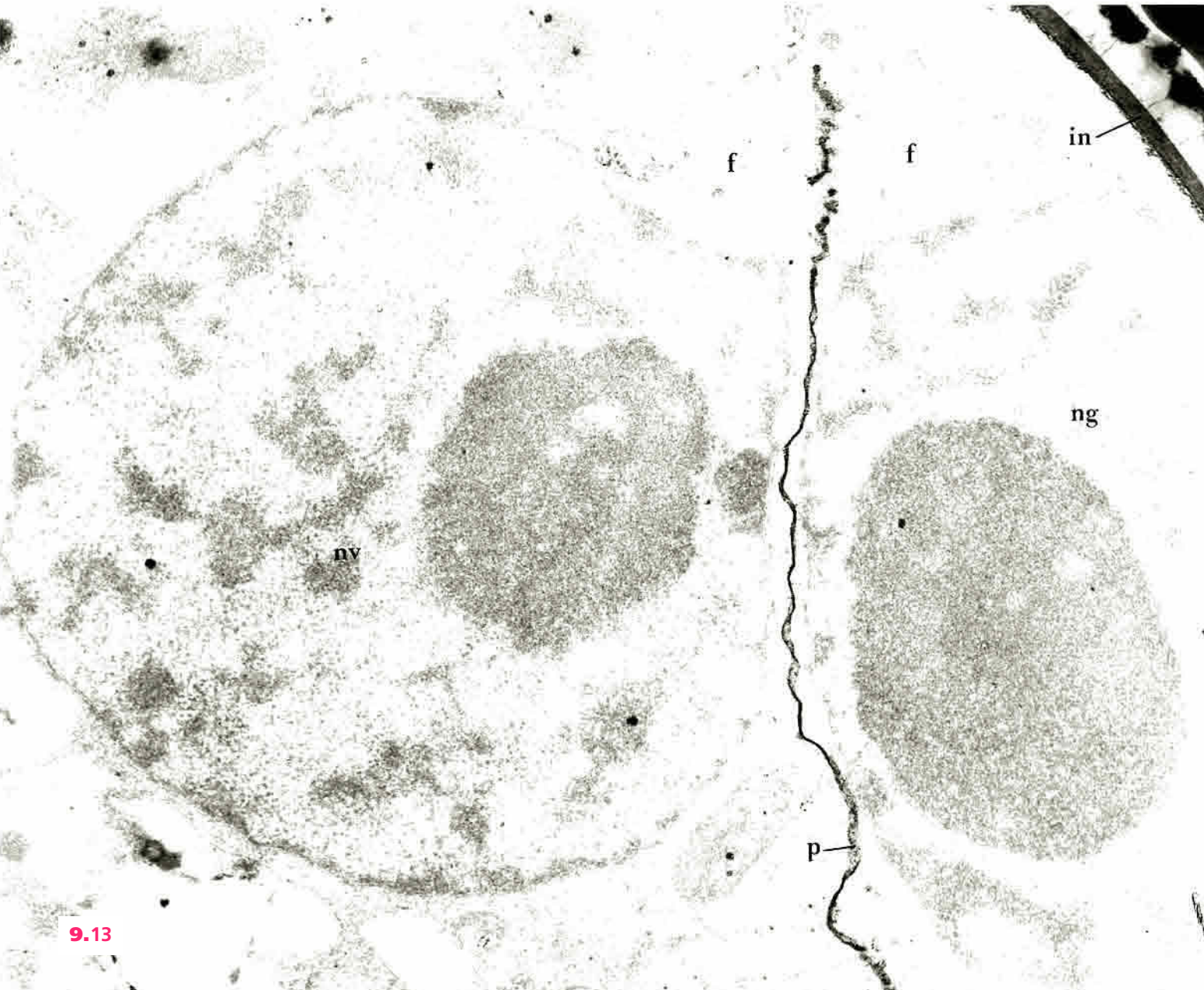
9-11. De la tétraspore au grain de pollen.

9-12 et 9-13. Gamétophyte mâle dans le pollen. Duplication du noyau haploïde donnant un noyau *végétatif*, **nv**, et *un noyau génératif*, **ng.**

9-12. Lis (détail de la fig. **9-8**) (× 1 300). – **9-13.** Trolle. Entre les deux noyaux, formation d'une très fine paroi polysaccharidique, **p**, qui progresse latéralement (fibres du fuseau, **f**). Elle isolera la **cellule générative** en rejoignant l'intine, **in** (× 26 000).



9.12



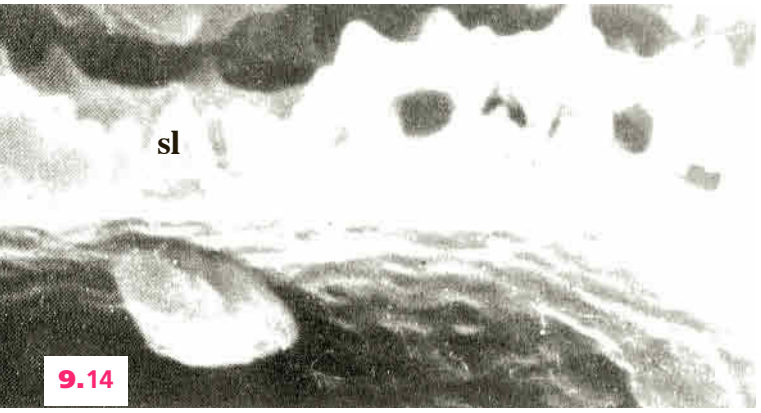
9.13

Les pollens ont des caractères morphologiques spécifiques ; on peut donc identifier une plante simplement par l'observation de son pollen. Si on ajoute le fait que la sporopollénine est pratiquement inaltérable et qu'on la retrouve, avec ses ornementations, fossilisée dans les sédiments – alors que le reste de la plante a disparu –, on comprend que le pollen soit un matériel de choix pour le systématicien, le géologue ou l'archéologue. L'*analyse pollinique* permet de dater les sédiments, de reconstituer les flores anciennes et d'établir les variations climatiques qui se sont produites.

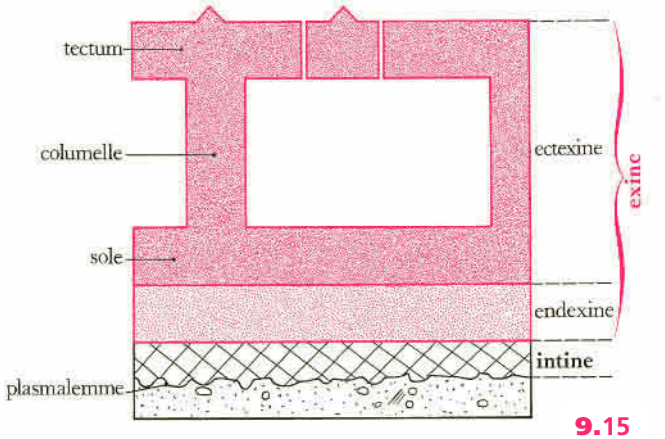
Les principaux caractères qui permettent de distinguer les pollens sont la taille qui varie de 2 à 300 µ, la forme, la symétrie, l'ornementation et la stratification de l'exine. Les **apertures** ou **zones germinatives** sont des territoires amincis de la paroi ; ce sont des zones de moindre résistance par où sortira le tube pollinique. Elles ont la forme de *sillon* ou de *pore* dont la disposition et la structure sont très variables et caractéristiques pour une espèce donnée.

La présence de pollens dans l'atmosphère est la cause de **maladies allergiques** chez l'homme (« rhume des foins », coryzas, asthme). Leur apparition est essentiellement saisonnière et dépend de la période de floraison des *plantes allergènes* (par exemple, au printemps : platanes, noisetiers ; en été : Poacées ; en automne : Astéracées). L'établissement de *calendriers polliniques* permet de diagnostiquer les pollens responsables, de prévoir les crises et de préconiser un traitement de désensibilisation spécifique. Les allergènes polliniques sont des glucoprotéines, solubles dans l'eau, situées dans l'exine profonde et l'intine. Ils diffusent sur les muqueuses nasales et, chez les sujets sensibles, induisent la synthèse d'anticorps spécifiques (IgE = Immunoglobuline E) provoquant une dégranulation des mastocytes (d'où libération, en autre, d'Istamine).

Bien que protégé par une paroi très résistante, la **vitalité** du contenu pollinique est brève. Le pouvoir germinatif est perdu quelques heures après l'émission et, généralement, les pollens ont une *autonomie très courte*. Ils doivent trouver rapidement les stigmates femelles complémentaires pour produire le tube pollinique. Sur la grande quantité produite, beaucoup seront perdus.



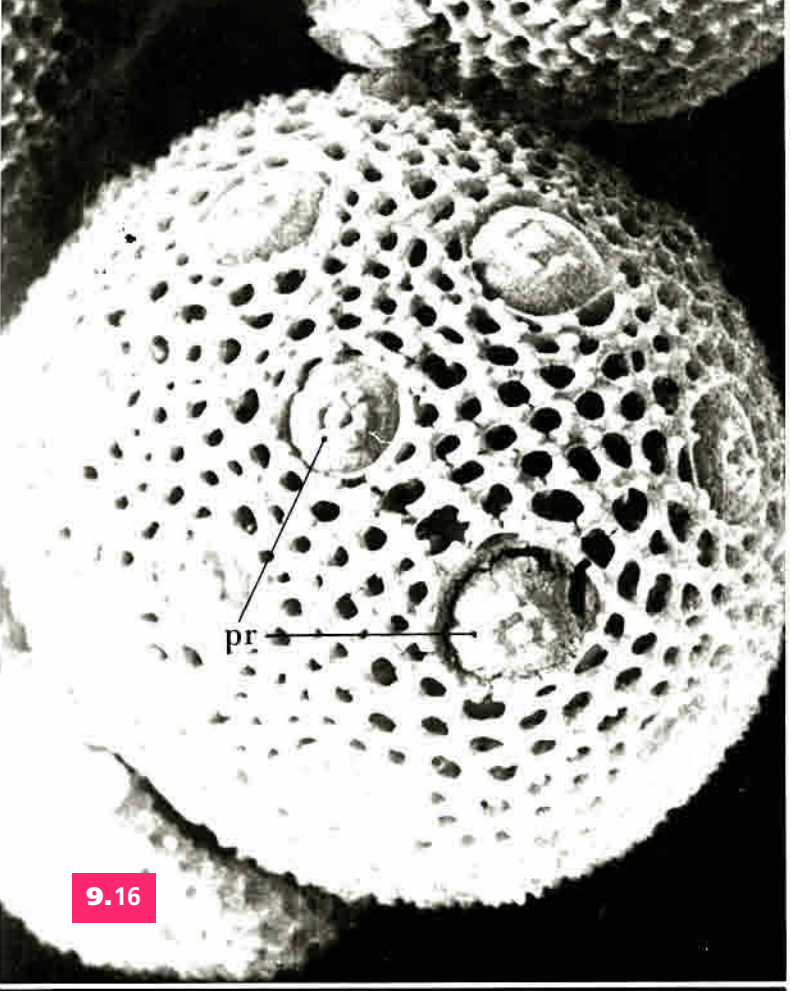
9.14



9.15

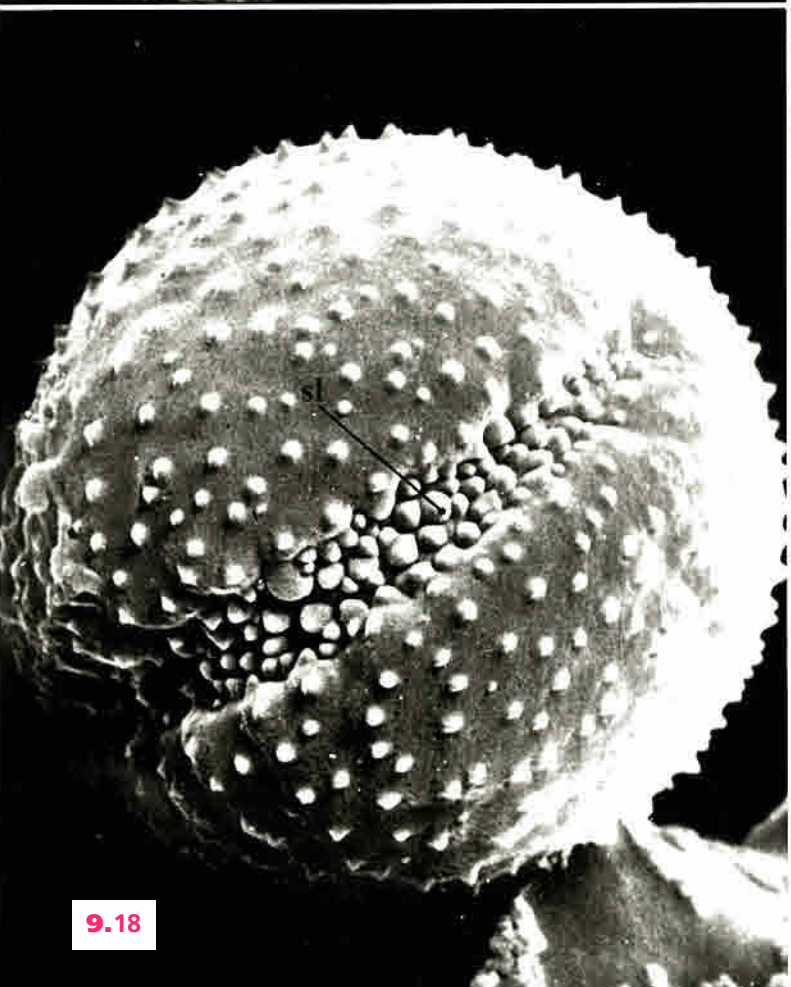
9-14 et 9-15. Stratification du sporoderme.
9-14. Exine du pollen de clématite (× 23 000). Sillon germinatif, **sl.** – **9-15.** Schéma général.

9-16 à 9-19. Exemples montrant la spécificité pollinique.
9-16. Compagnon blanc (*Melandrium album*) Caryophyllacées (× 3 000). – **9-17.** Gentiane (*Gentiana pneumonanthe*) Gentianacées (× 3 800). – **9-18.** Clématite (*Clematis vitalba*) Renonculacées (× 5 000). – **9-19.** Statice (*Limonium vulgare*) Plumbaginacées (× 2 800). **pr**, pore germinatif ; **sl**, sillon germinatif.

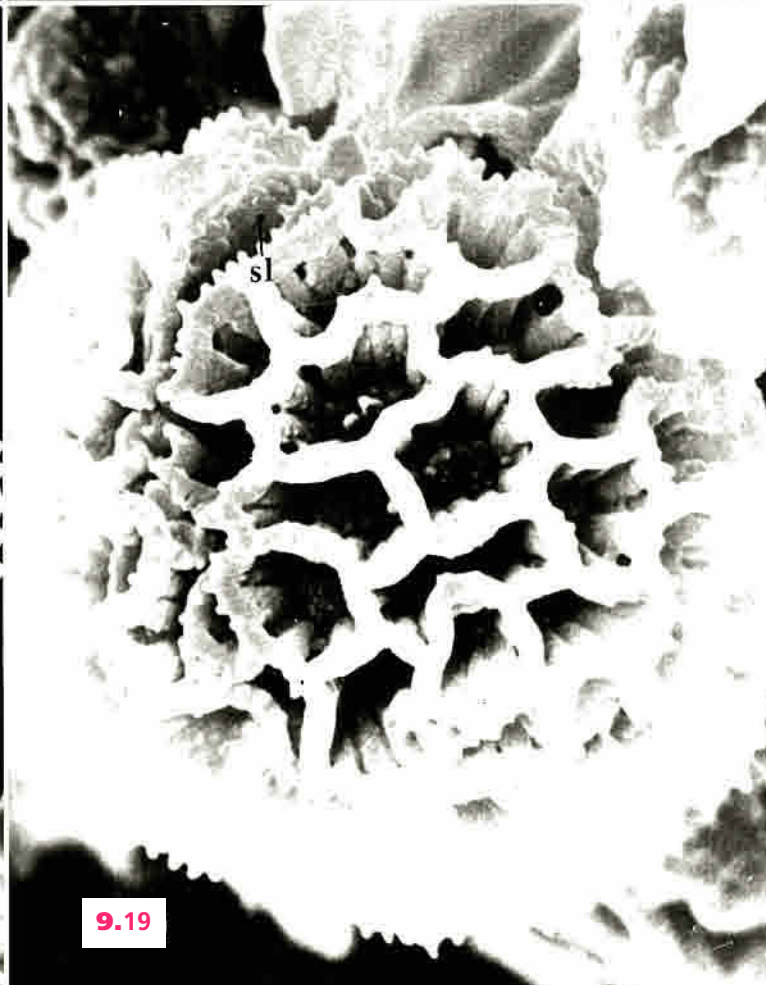


9.16

9.17



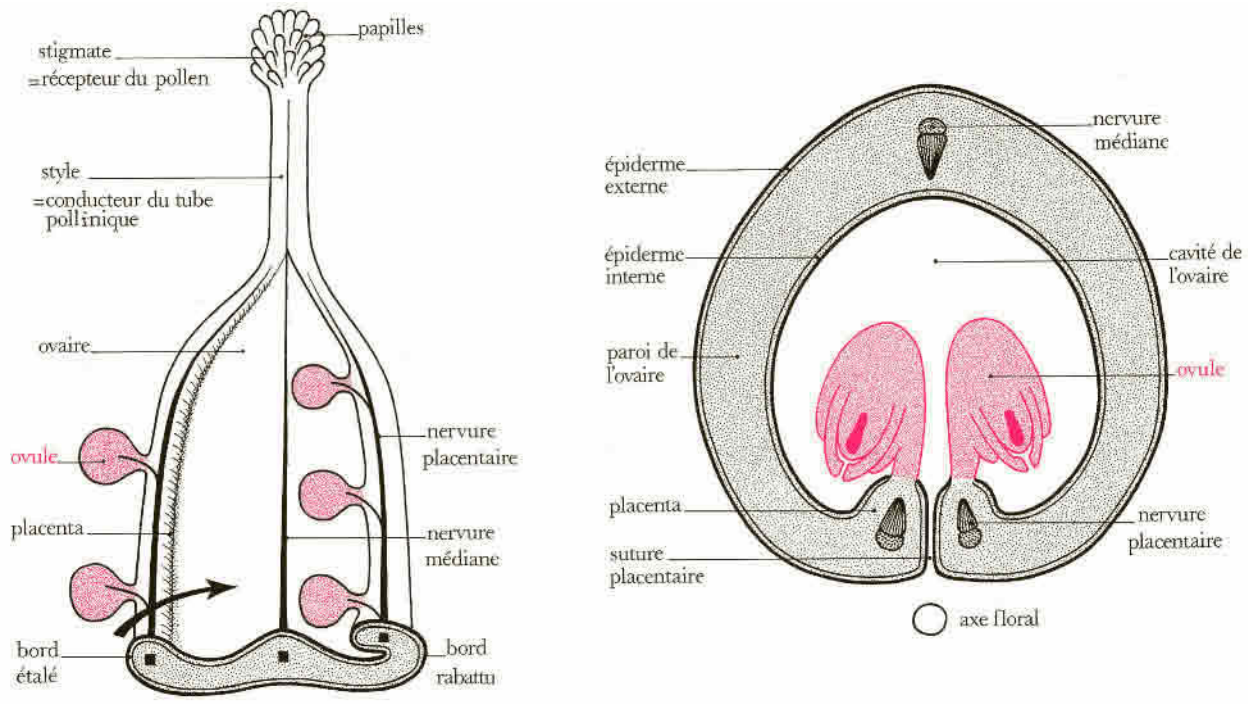
9.18



9.19

10 Carpelle et ovule

Un carpelle comprend une base élargie et creuse, l'**ovaire** et une partie supérieure, étroite, le **style**, terminé par le **stigmate** dont la surface souvent papilleuse sécrète un liquide visqueux. L'ensemble des carpelles constitue le **pistil**. Lorsque l'ovaire est situé au-dessus des autres pièces florales, il est dit **supère** (lis). Lorsqu'il est situé en dessous du lieu d'insertion des autres pièces florales, il est dit **infère** (jonquille). Cette disposition est un caractère évolué ; elle assure une protection supplémentaires aux ovules. Les **ovules** sont portés par les bords renflés de l'ovaire ou **placentas**. Le carpelle est replié de telle sorte que les deux bords placentaires soient jointifs et que l'ovaire constitue une *cavité close* dans laquelle sont enfermés les ovules. Un ovule comprend essentiellement un tissu central, le **nucelle**, et un ou deux **téguments** qui ménagent une étroite ouverture, le **micropyle**. Le **funicule** fixe l'ovule sur le placenta, son point d'attache sur la partie renflée de l'ovule étant le **hile**. Les ovules sont droits ou orthotropes (funicule, hile, nucelle et micropyle alignés), courbés ou campylotropes, renversés ou anatropes (nucelle basculé, funicule soudé au tégument externe en un raphé).
Chez les plantes les plus primitives, on trouve des gynécées *dialycarpellés* (formés de carpelles indépendants, ex : Renonculacées). Dans la plupart des cas, il y a soudures des carpelles ou *gamocarpellie*. Cette fusion est très inégalement réalisée et peut porter sur tout ou sur une partie de l'organe.

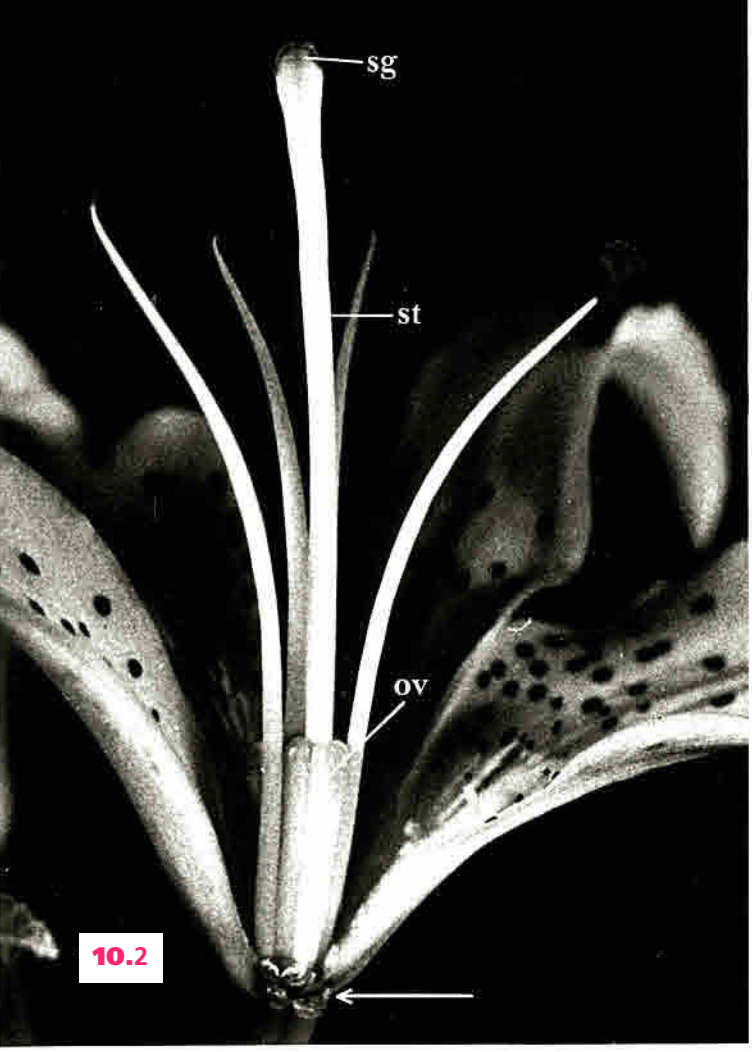


10.1

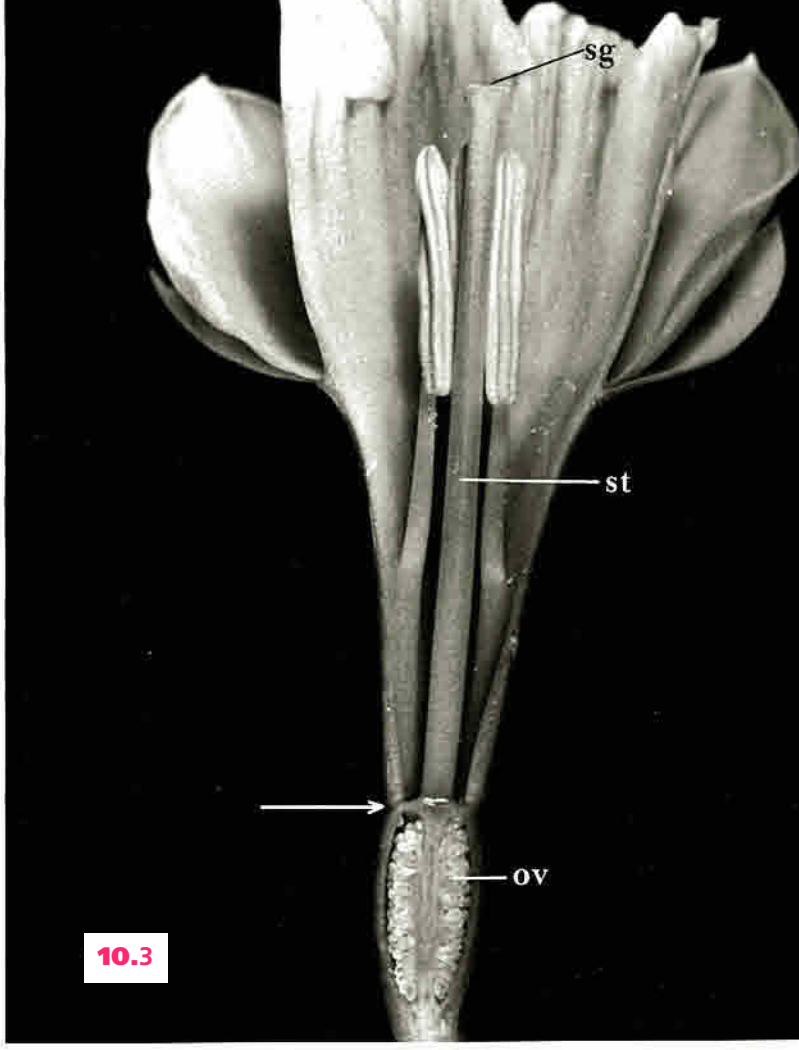
10-1. Organisation du carpelle.

10-2 et 10-3. Ovaire supère et ovaire infère.
10-2. Lis. – **10-3.** Jonquille. **ov**, ovaire et ovules ; **sg**, stigmate ; **st**, style. La flèche indique le niveau différent d'insertion du périanthe.

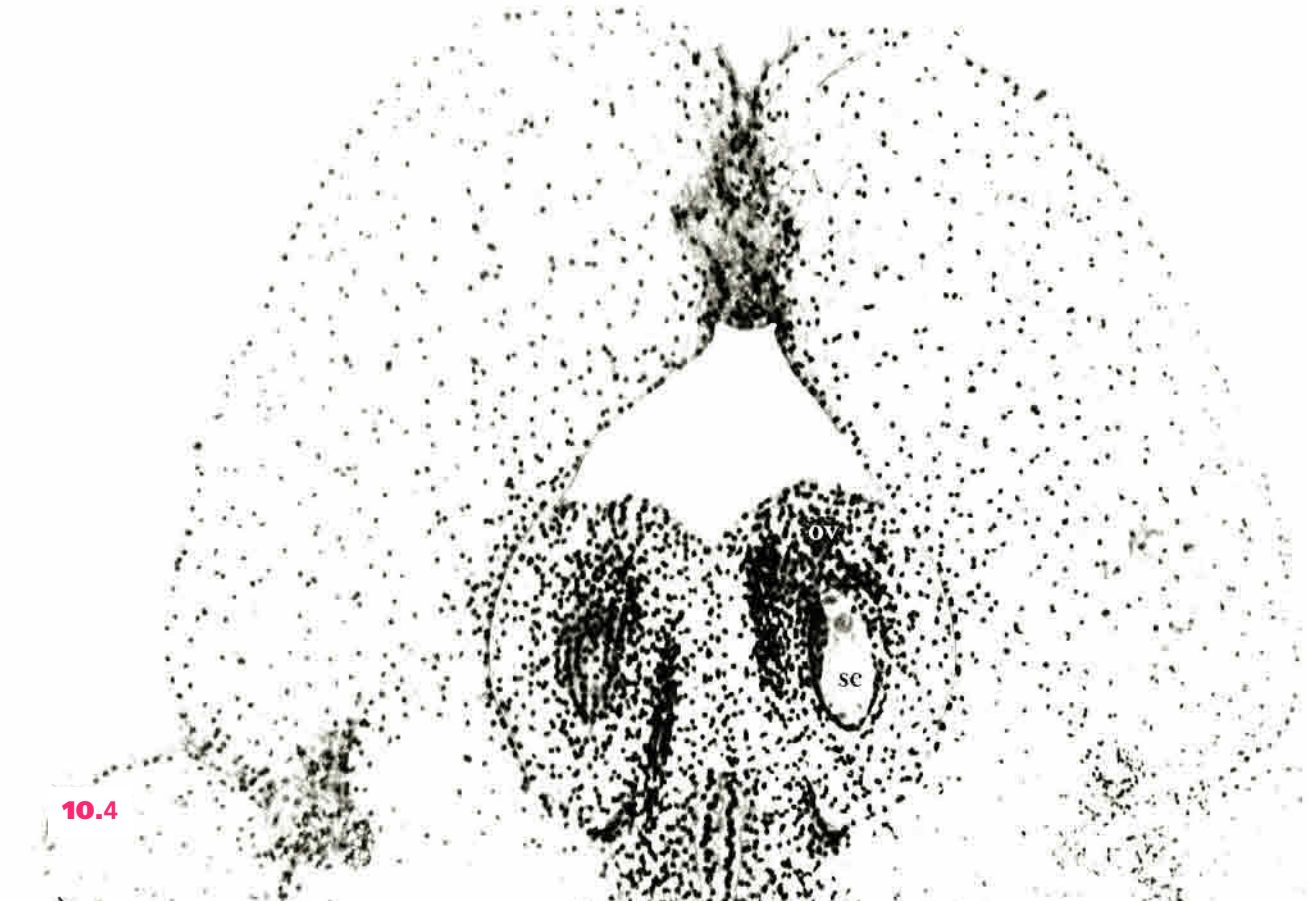
10-4. Un des trois carpelles de lis. Coupe transversale à l'ovaire (× 45). Sac embryonnaire, **se**, dans l'ovule, **ov**.



10.2

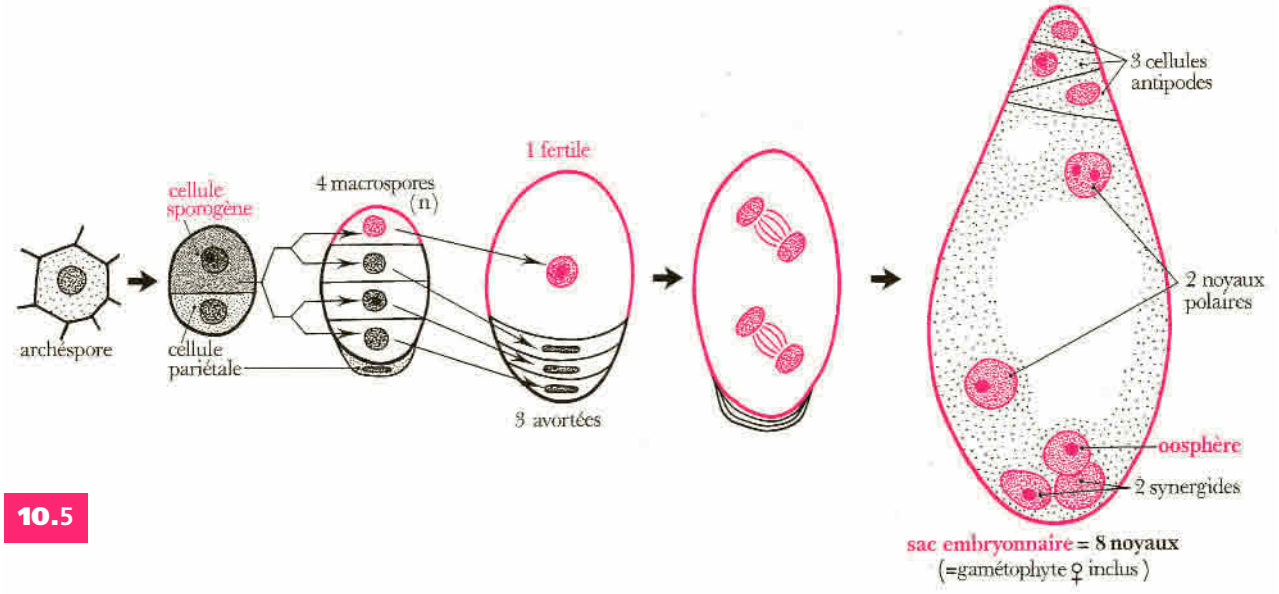


10.3

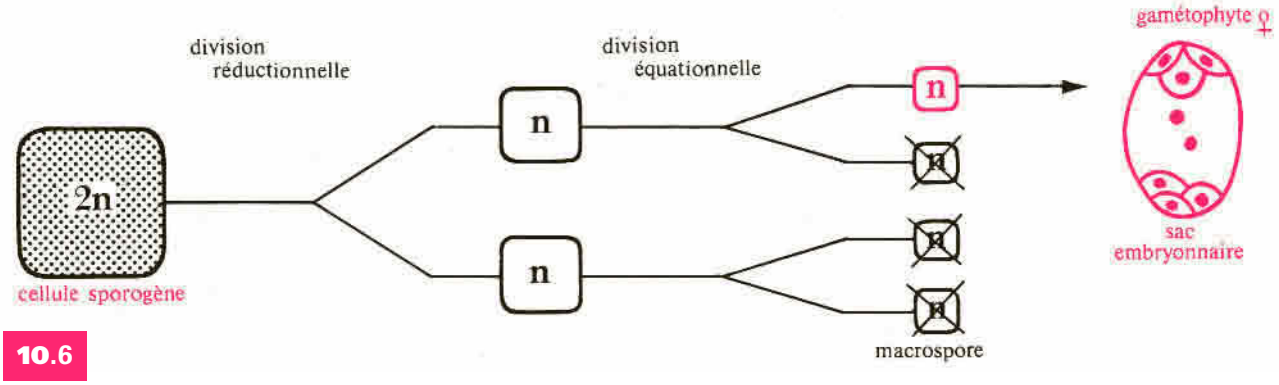


10.4

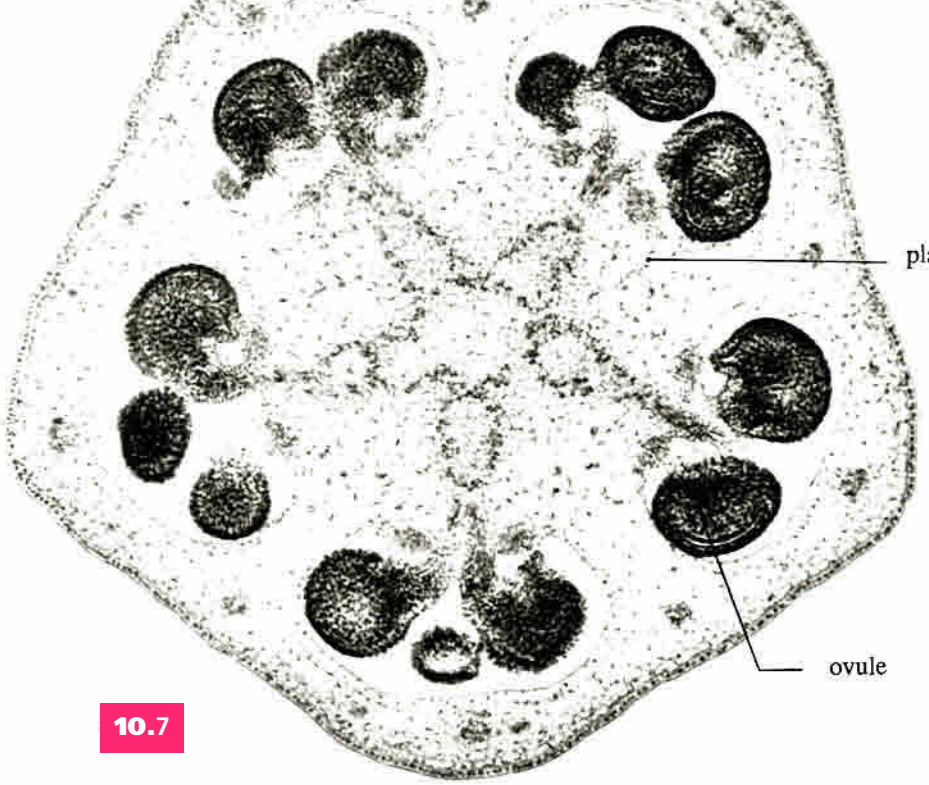
Suivant les modalités de la soudure des ovaires, on distingue principalement :
– les carpelles unis bord à bord, dits *ouverts*, donnant un ovaire à une loge quel que soit le nombre des carpelles (**placentation pariétale**) ;
– les carpelles soudés par leurs faces latérales, dits *fermés*, donnant un ovaire avec autant de loges qu'il y a de carpelles. Les ovules sont portés dans l'axe de l'ovaire (**placenta axile**).
À l'intérieur du jeune ovule, une cellule de nucelle en formation ou **archéspore** se divise en une **cellule pariétale** et une **cellule sporogène**. Quelques espèces ont plusieurs archéspores. La *cellule pariétale* ne se divise pas, en général, et disparaît très tôt. La *cellule sporogène* subit la méiose. Elle donne naissance à 4 **mégaspores**. Habituellement (la plupart des Dicotylédones et quelques Monocotylédones), trois d'entre elles avortent et une seule évolue. Elle n'est pas mise en liberté mais produit, sur place, le gamétophyte ♀ ou **sac embryonnaire**. Les sacs embryonnaires typiques sont formés de huit cellules issues de trois mitoses successives de la mégaspore : du côté du micropyle, une triade comprenant une grosse cellule centrale, **l'oosphère** (gamète ♀) et deux cellules latérales, les **synergides** ; du côté du hile, trois **antipodes** ; au centre du sac, deux **noyaux polaires**, non entourés de parois.
Il existe aussi des cas, en particulier chez les Monocotylédones, où 2 ou 4 des mégaspores participent à la formation du sac embryonnaire : on parle de sac bisporique (*Ail*) ou tétrasporique (*Lis*).



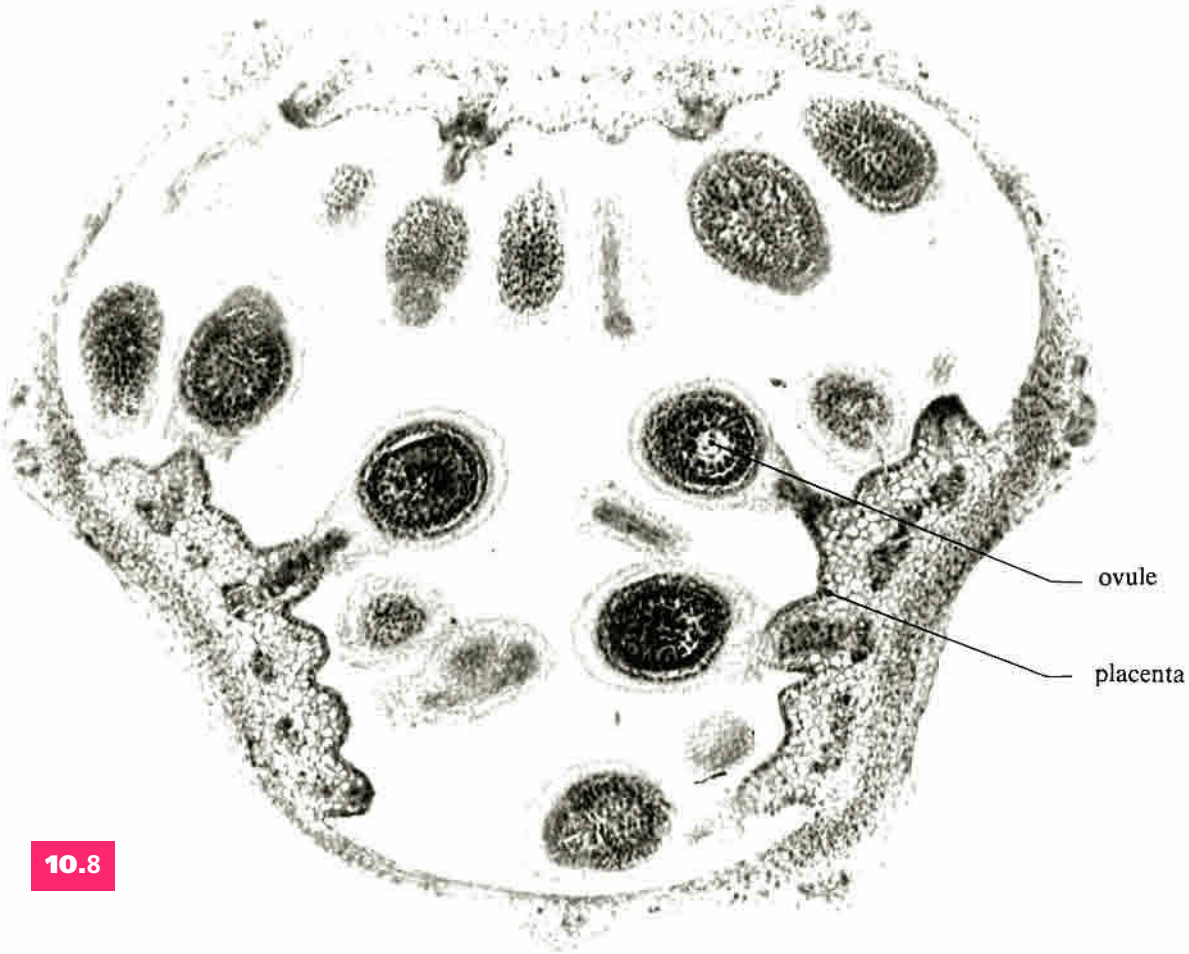
10-5. Formation du gamétophyte femelle ou sac embryonnaire (cas d'un sac monosporique).



10-6. Dérivés d'une cellule sporogène dans un ovule (comparer avec la fig. 9-9).

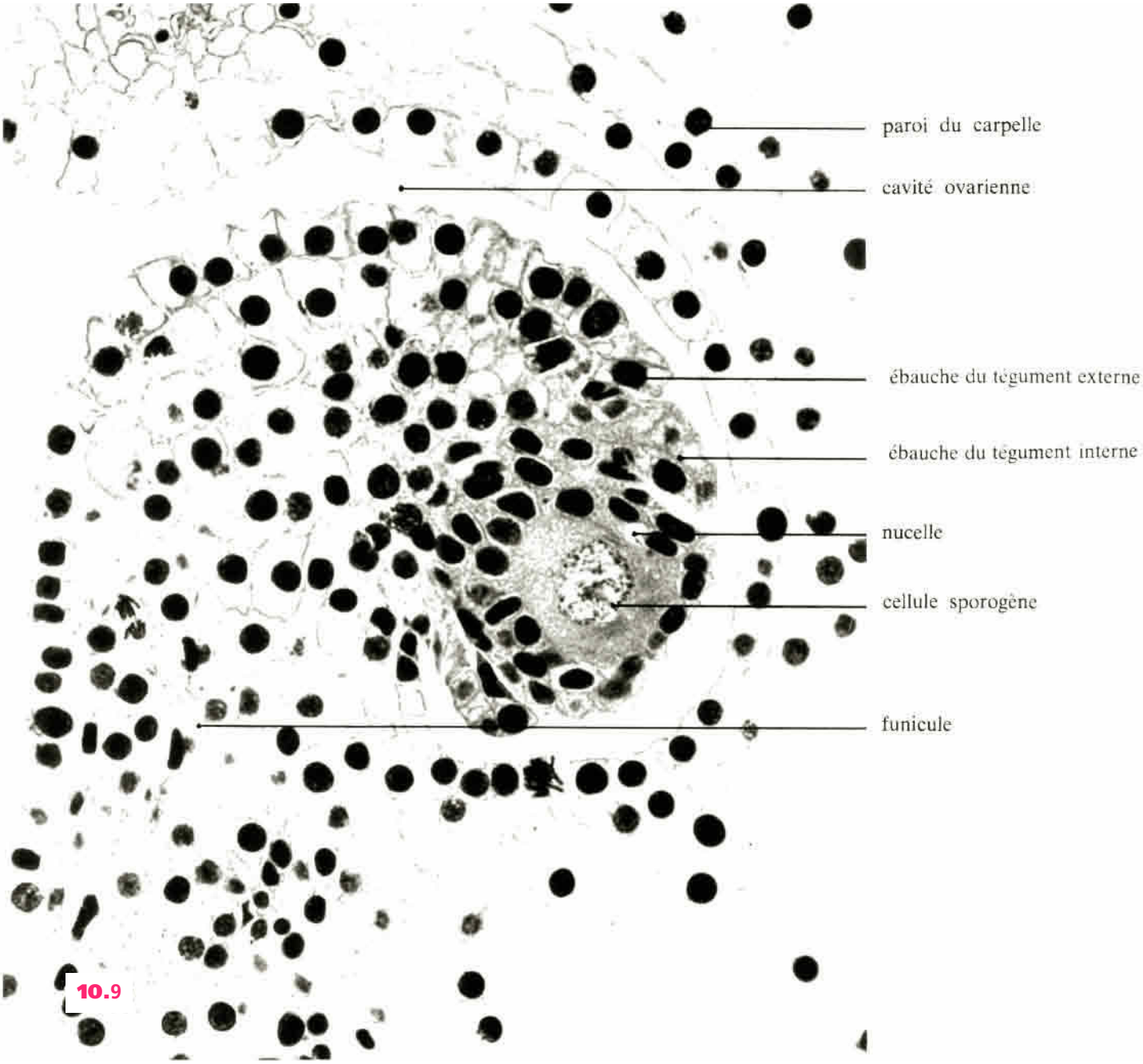


10.7



10.8

10-7 et 10-8. Placentation axile et placentation pariétale. Coupes transversales à l'ovaire (× 35).
10-7. Géranium, 5 C soudés fermés.
10-8. Violette, 3 C soudés ouverts.

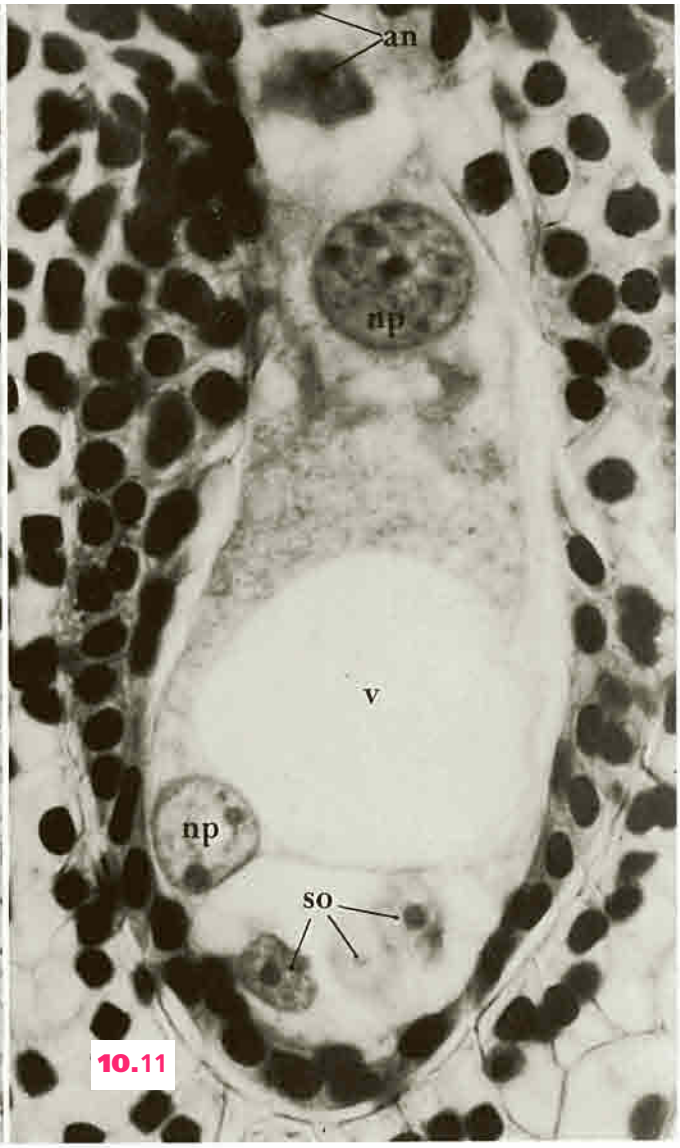


10-9. Jeune ovule de lis (× 420).

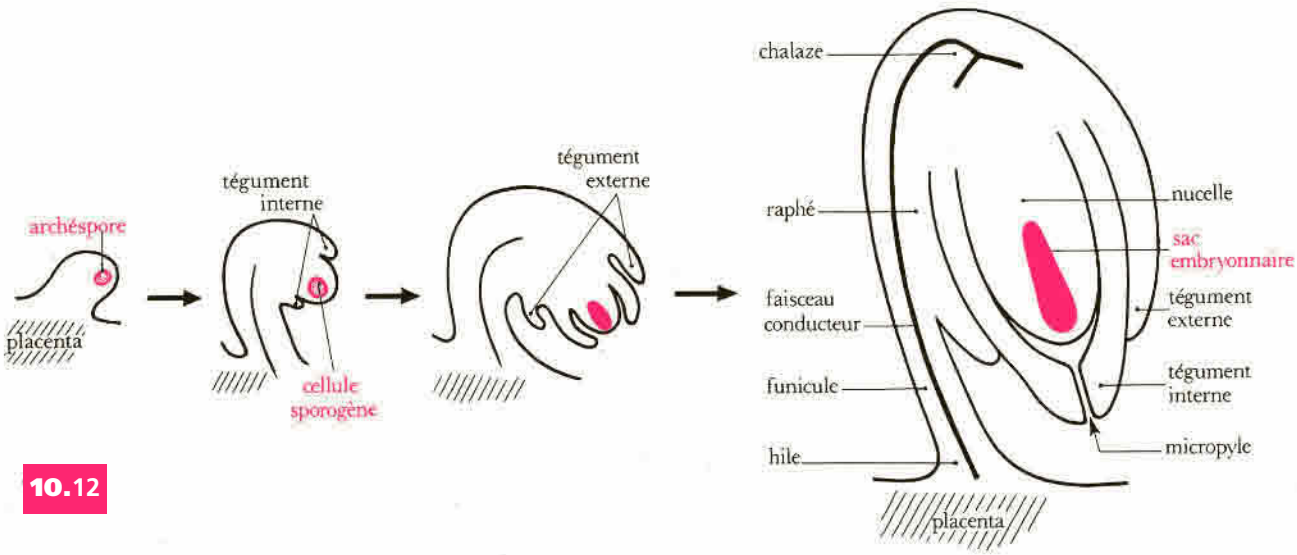
10-10 et 10-11. Formation du sac embryonnaire dans l'ovule de lis.
10-10. Stade 2 noyaux (× 350).
10-11. Stade 8 noyaux (× 550). **an,** antipodes ; **np,** noyaux polaires ; **so,** synergides et oosphère ; **v,** vacuole.

10-12. Développement d'un ovule anatrope.

10.10



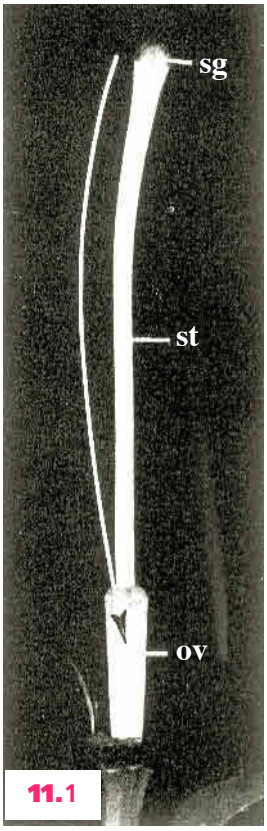
10.11



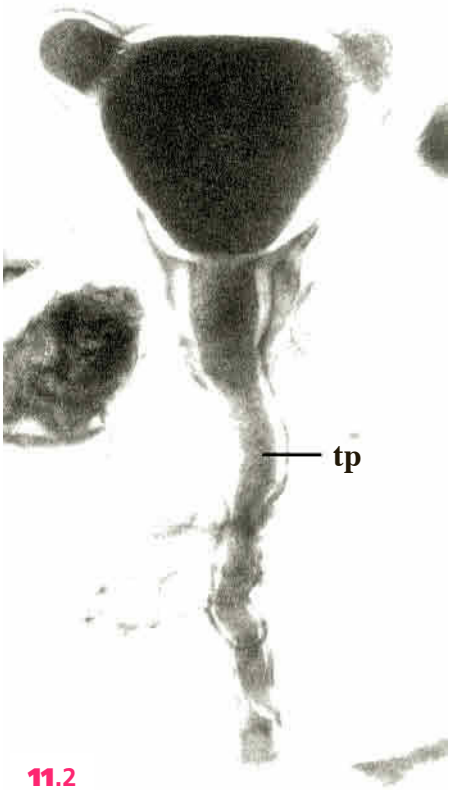
10.12

11 Embryogénèse et formation de la graine

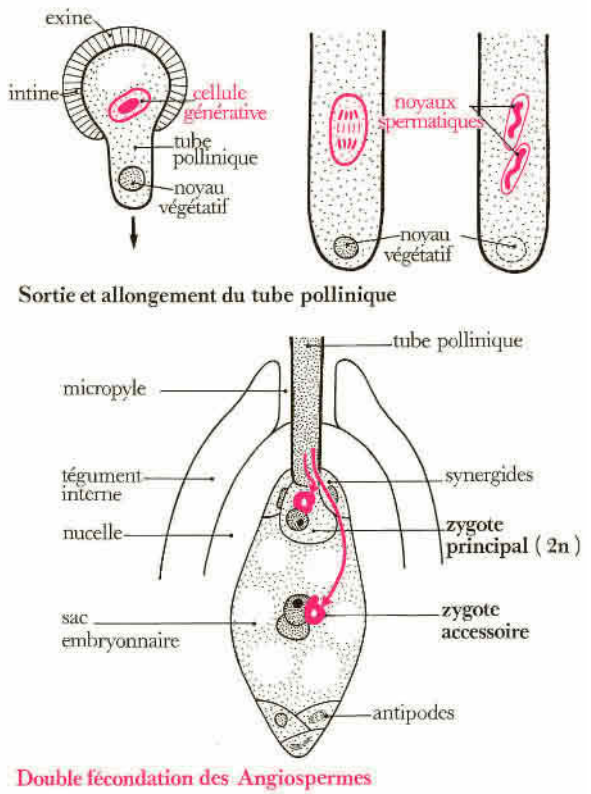
Après la déhiscence de l'anthère, deux phénomènes se produisent :
a) la **pollinisation**, c'est-à-dire le transport du pollen sur le stigmate. Celui-ci est principalement assuré soit par le vent (*anémophilie*) ou par les insectes (*entomophilie*). Bien que la majorité des fleurs soit hermaphrodite, la *fécondation croisée*, ou hétérogamie, est souvent la règle ;
b) la **germination du grain de pollen sur le stigmate**. Des phénomènes de reconnaissance au niveau moléculaire assurent une sélection des pollens (**filtrage génétique**). Lorsqu'il y a acceptation (**compatibilité**), l'intine fait saillie au niveau d'une aperture et s'allonge en un **tube pollinique**. Il traverse le style, puis le placenta, atteint l'ovule dans la cavité ovarienne, puis enfin, arrive jusqu'à l'oosphère du sac embryonnaire. Cette croissance qui peut atteindre 10 ou 20 cm est assurée grâce à une activité considérable de l'appareil de Golgi.
Le noyau végétatif et la cellule générative se localisent dans l'extrémité en croissance du tube pollinique. La cellule générative produit 2 noyaux (gamètes mâles) tandis que le noyau végétatif dégénère. Alors se produit la **fécondation**. Chez les Angiospermes, elle est *double* : un des noyaux ♂ s'unit à l'oosphère et donne un **zygote principal** diploïde ; l'autre formera avec les 2 noyaux polaires, un **zygote accessoire**, en général triploïde.
Après cette double fécondation, le pistil reprend sa croissance et évolue en **fruit** tandis que l'ovule se transforme en **graine**.



11.1

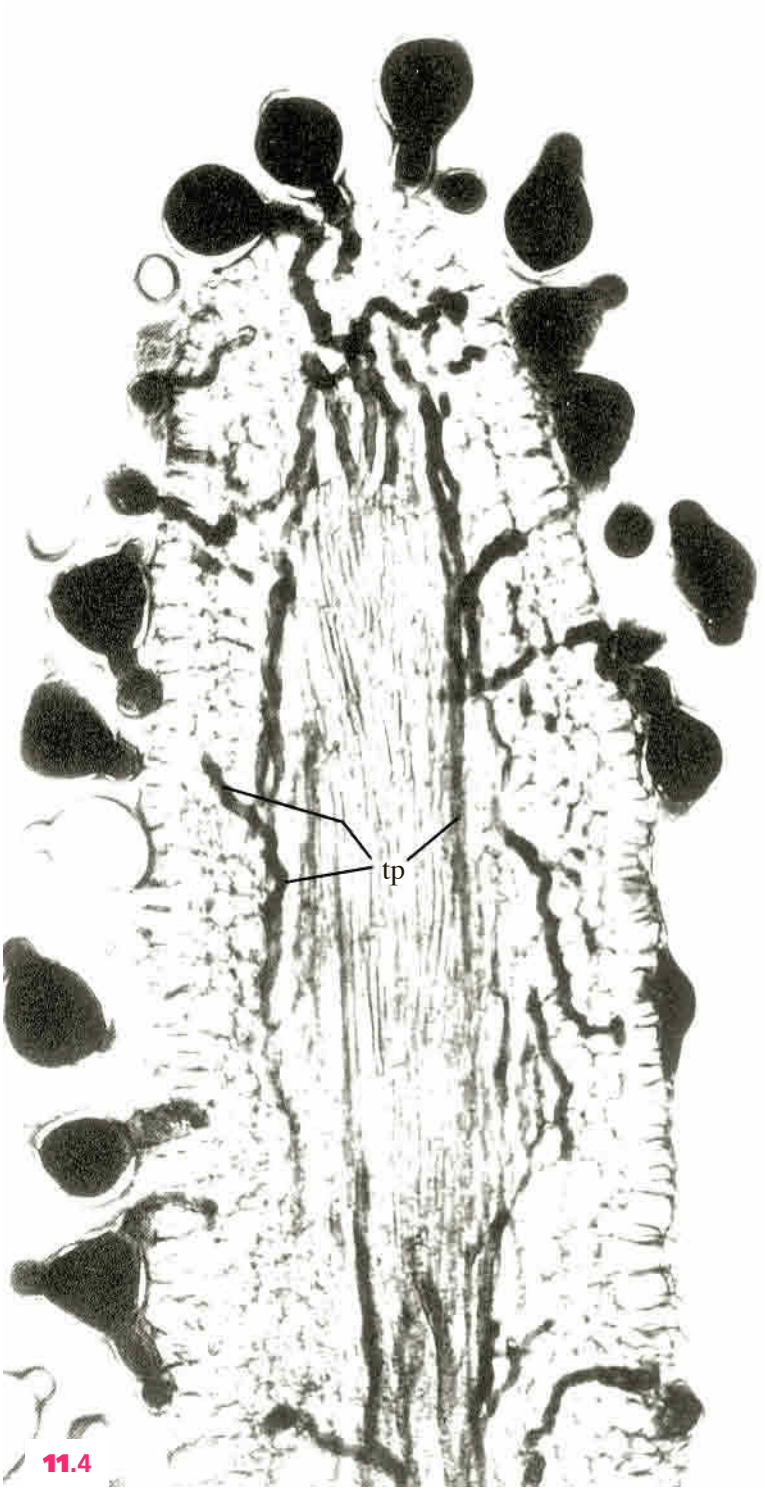


11.2

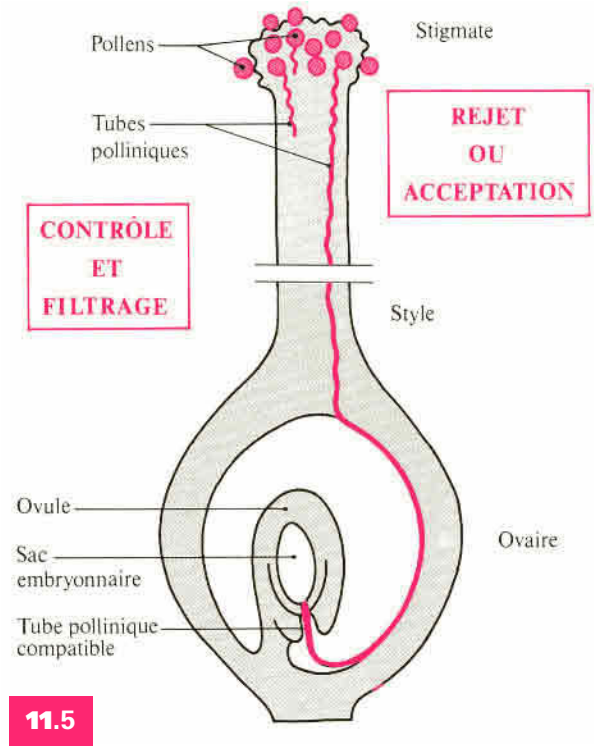


11.3

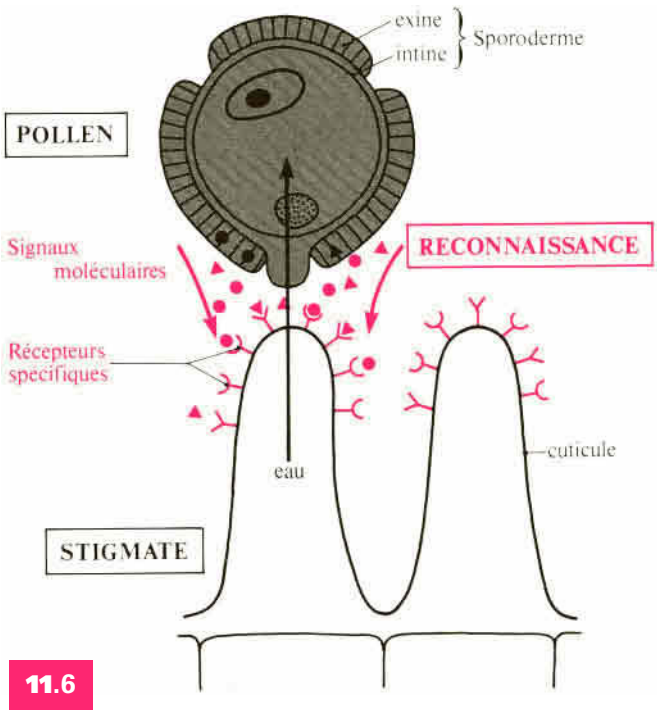
11-1 à 11-3. Tube pollinique et double fécondation.
11-1. Trajet du tube pollinique (flèche) dans le lis. **sg**, stigmate ; **st**, style ; **ov**, ovaire. – **11-2.** Émission du tube pollinique (× 420). – **11-3.** Comportements nucléaires.



11.4



11.5



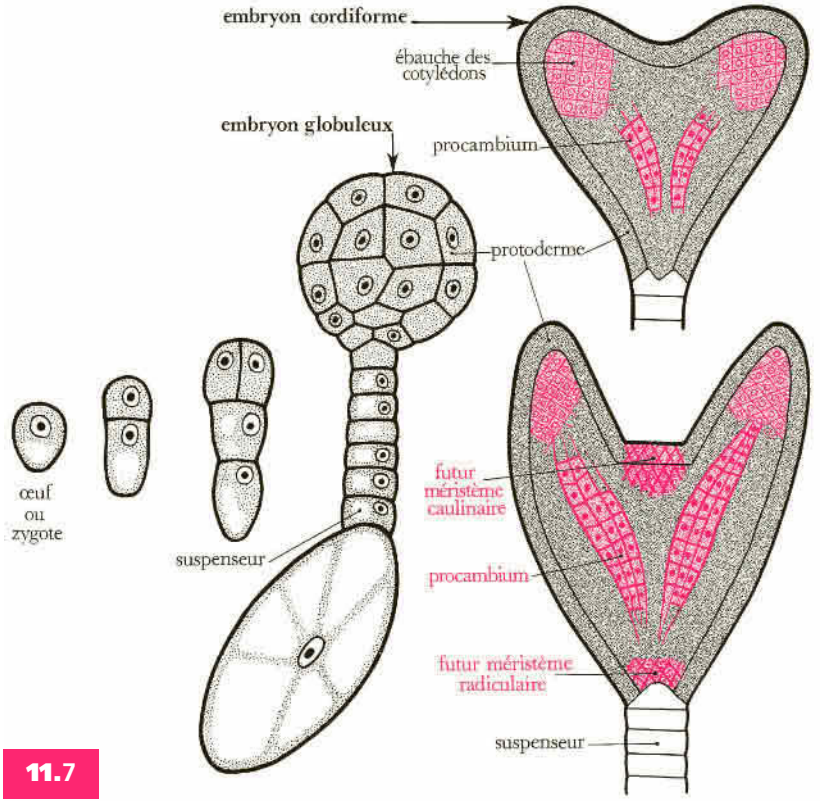
11.6

11-4 à 11-6. Germination des grains de pollen sur les stigmates.
11-4. Pollens sur le stigmate et départ des tubes polliniques, **tp** (× 150)**.** – **11-5.** Arrivée de pollens sur le stigmate du carpelle et début de germination de tubes polliniques, si il y a **compatibilité.** – **11-6.** Phénomène de **reconnaissance pollen-stigmate.** Au contact du stigmate, le pollen s'hydrate. Des molécules issues du sporoderme, agissent alors comme des signaux reconnus par des récepteurs situés à la surface du stigmate. Si il y a compatibilité, le pollen émet un tube pollinique.
Des inhibitions et contrôles se produisent pendant toute la traversée du style et sélectionnent les tubes arrivant à l'ovule (simplifié de J. Heslop-Harrison et de C. Dumas).

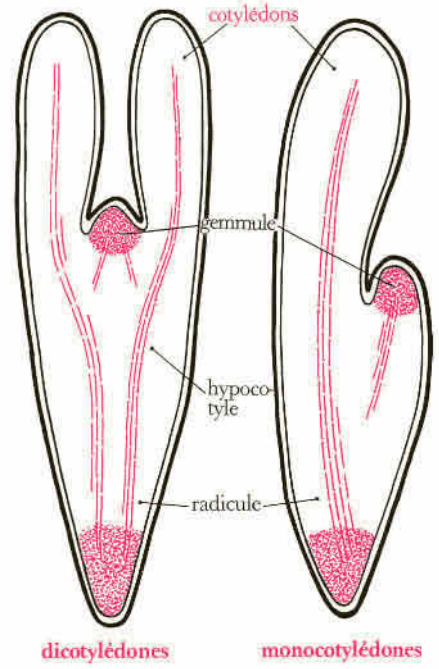
Le *zygote principal* subit une suite de segmentations rigoureusement orientées. À ses débuts, **l'embryogenèse** est trois voisine chez toutes les Angiospermes. Par divisions transversales répétées, une file de cellules est édifiée. On distingue, du côté du micropyle, le **suspenseur** et, vers l'intérieur, une **cellule terminale**. Cette dernière, par divisions longitudinales, puis périclines, est à l'origine d'un petit massif méristématique, ébauche de l'embryon. À ce stade, l'ensemble a une *symétrie axiale* ; c'est le **proembryon**. Les divisions se poursuivant, les organes principaux sont mis en place et la symétrie change. Par exemple, chez la capselle (Brassicacées, Dicotylédones), l'embryon acquiert une *symétrie bilatérale* par soulèvement des deux lobes cotylédonaires (**stade cordiforme**). Sous les cotylédons, se trouve l'ébauche de la tigelle, ou **hypocotyle**, se prolongeant par la **radicule**, elle-même au contact du suspenseur, c'est-à-dire du côté du micropyle. Progressivement, on reconnaît le *protoderme*, futur épiderme, et le *procambium*, où se différencieront les premiers faisceaux vasculaires (convergents), qui parcourt de part en part cotylédons, hypocotyle et radicule. Ultérieurement, se distinguent les cellules qui sont à l'origine des *méristèmes primaires apicaux* qui fonctionneront à la germination. La **gemmule**, au-dessus des cotylédons, est l'ébauche de l'**épicotyle**, c'est-à-dire de la tige feuillée.

Une seule feuille primordiale ou cotylédon apparaît chez les Monocotylédones, deux chez les Dicotylédones.

Le **zygote accessoire** donne une masse de cellules inorganisées, à rôle nourricier, **l'albumen**. Le cloisonnement cellulaire y est souvent tardif par rapport aux divisions nucléaires et les premiers stades sont coenocytiques. C'est un tissu transitoire qui, suivant les espèces, s'accroît plus ou moins vite par rapport à l'embryon, mais qui sera de toutes façons digéré par lui, soit pendant la formation de la graine, soit seulement à la germination. De sorte qu'à



11.7



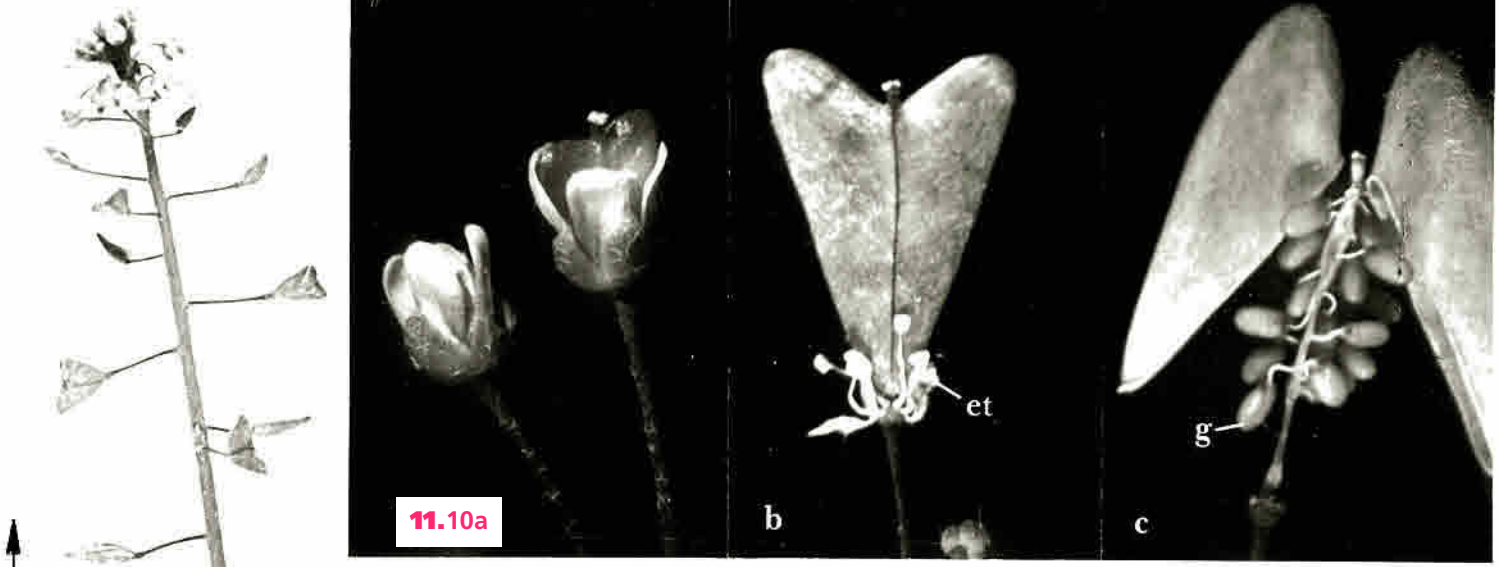
11.8

11-7 et 11-8. Embryogenèse.

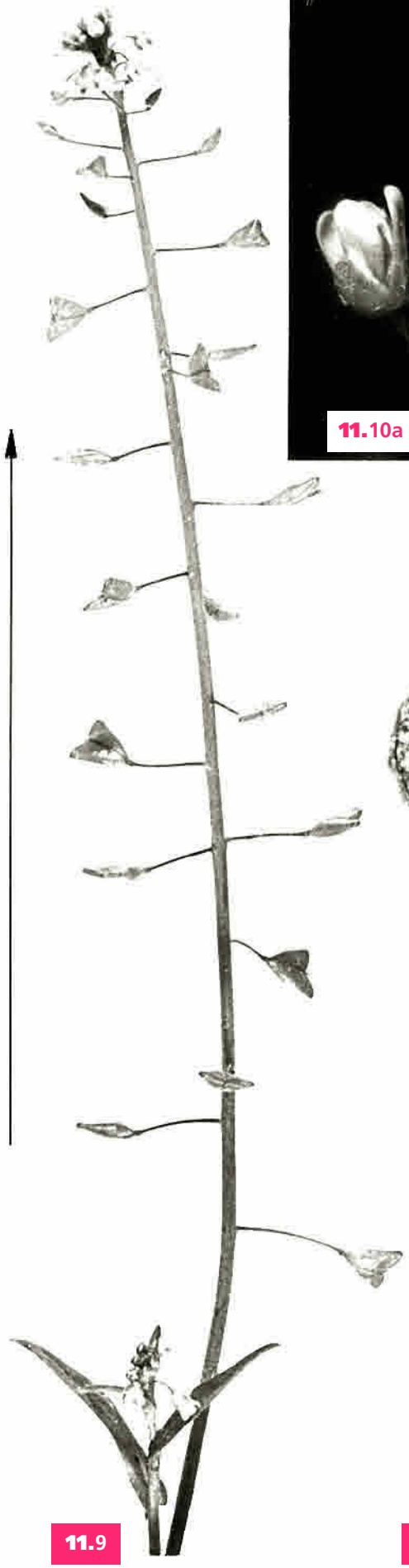
11-7. Stades de développement de l'embryon de capselle (Dicotylédone). – **11-8.** Comparaison schématique des embryons de Dicotylédones et de Monocotylédones.

11-9 à 11-11. Embryogenèse de la capselle.

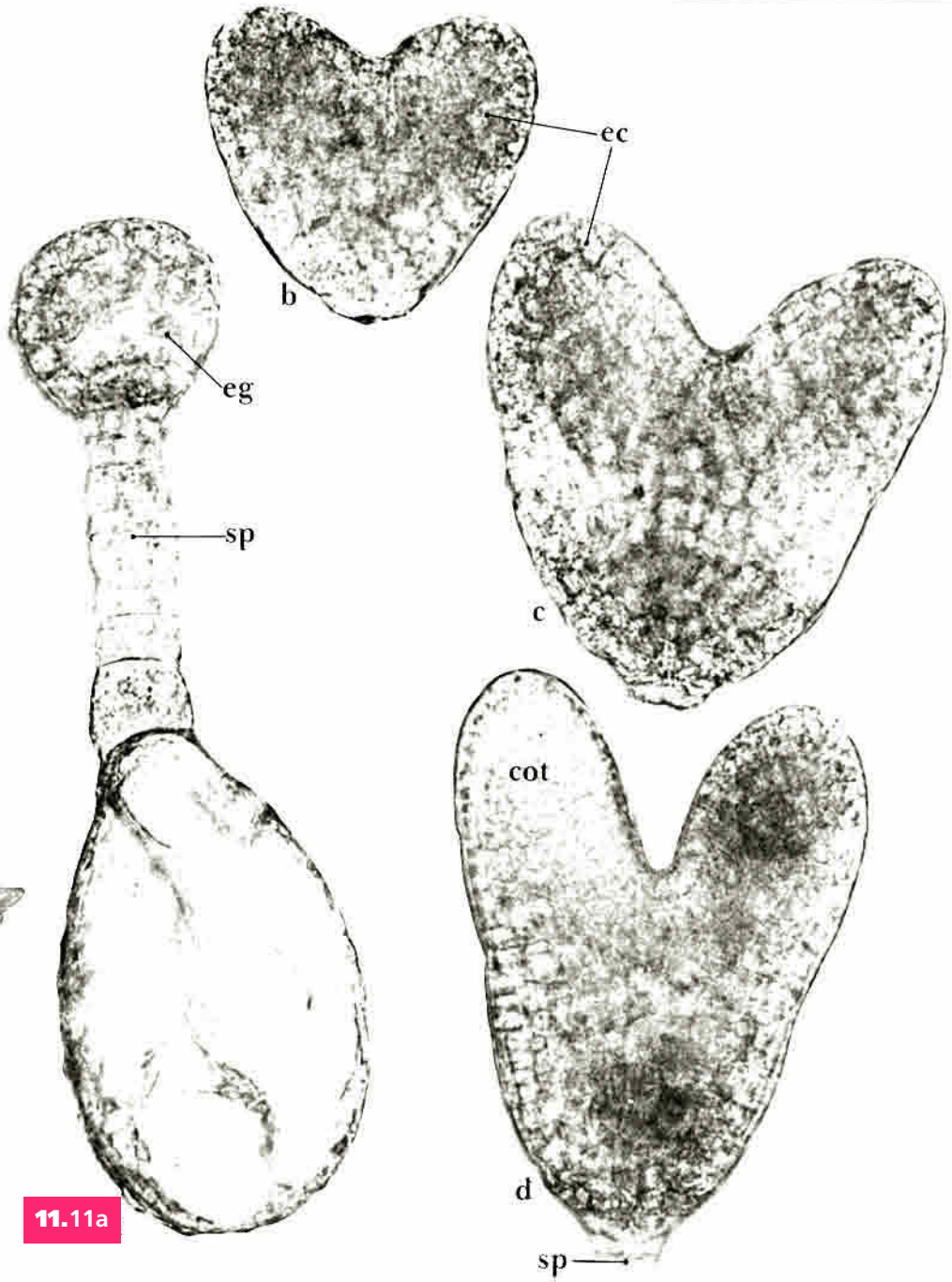
11-9. Sens de maturation des fruits et des graines le long d'une grappe (flèche). – **11-10.** Transformation de l'ovaire en fruit. Reste des étamines, **et**, et des pièces du périanthe ; graine, **g**. – **11-11.** Morphogenèse de l'embryon (× 750). **ec**, embryon cordiforme ; **eg**, embryon globuleux ; **cot**, cotylédon ; **sp**, suspenseur. (Observations vitales).



11.10a



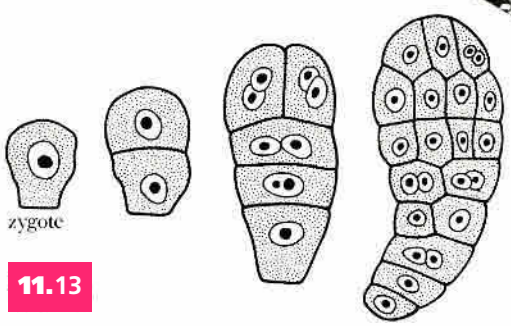
11.9



11.11a

11.12

11-12 à 11-14 Début de l'embryogénèse de l'orge (Graminées, Monocotylédones) (clichés K. Norstog).
11-12. Ultrastructure du zygote (× 3 100). **l,** lipids ; **m,** mitochondrie ; **n,** noyau ; **nu,** nucléole ; **pl,** plaste amylifère ; **v,** vacuole.
11-13. Schémas du cloisonnement du zygote et de ses dérivés.
11-14. Jeune embryon (× 3 600).



11.13

11.14

maturité, il existe des *graines albuminées* (ricin) et des *graines exalbuminées* (haricot). L'albumen est un tissu envahissant qui se développe aux dépens du nucelle de l'ovule. Celui-ci est finalement résorbé, sauf dans quelques cas où il subsiste sous forme de *périsperme* (nymphéa, poivrier).

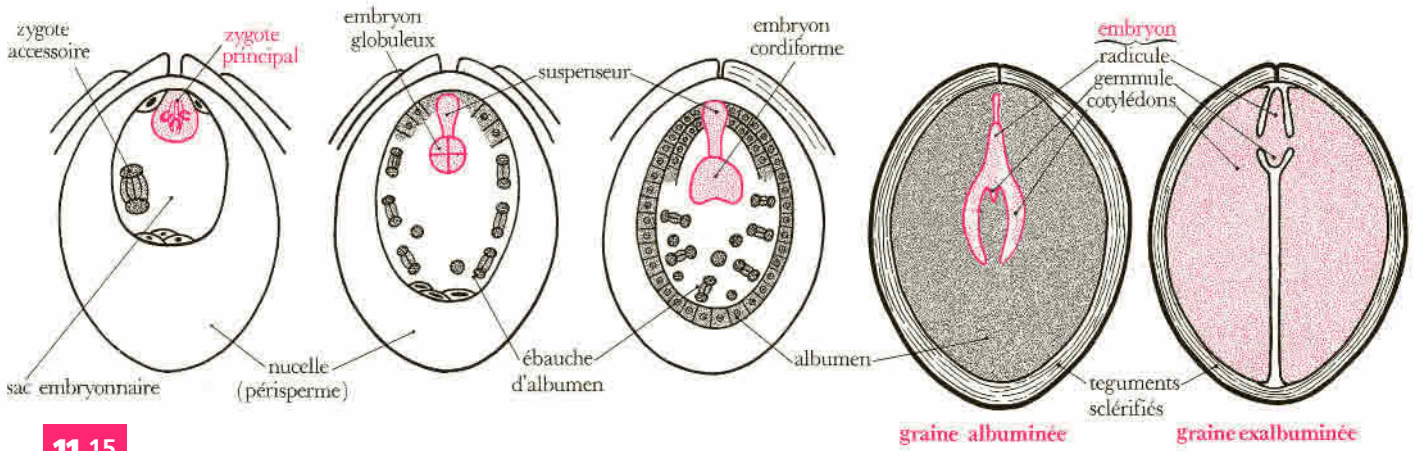
La maturation de la graine correspond à une période d'élaboration très intense de **réserves** dans l'albumen et/ou dans les cotylédons : sécrétion de protéines et de lipides dans le cytoplasme, concentration d'amidon dans les plastes. Cette période s'achève par une **déshydratation active du protoplasme** : les vacuoles disparaissent et les protéines se rassemblent en **grains** d'**aleurone**.

La teneur en eau des tissus chute en moyenne de 90 % à 10 %. La déshydratation s'accompagne d'un très fort ralentissement de l'activité physiologique. Les échanges respiratoires deviennent à peine perceptibles : la graine entre en **vie ralentie**. Apparemment inerte, elle présente alors une *capacité de résistance* exceptionnelle aux facteurs physiques et chimiques de l'environnement. Elle supporte notamment de très basses températures. Elle peut rester dans cet état pendant des durées très variables. La graine est une forme de conservation de l'espèce remarquablement adaptée au passage de périodes défavorables. La *longévité* des graines, c'est-à-dire le temps pendant lequel elles peuvent rester en vie ralentie, est d'autant plus grande que la déshydratation est forte et les téguments sont imperméables. Suivant les espèces, elle va de quelques semaines (cacaoyer, hévéa, dont les réserves oléagineuses s'oxydent rapidement) à dix - vingt ans (la majorité). Elle atteint parfois plusieurs siècles (nélombo).

Par son mode de développement, elle correspond à un type de reproduction par **viviparité** : comme chez les Mammifères, en effet, d'une part, la nutrition du nouvel individu est assurée à l'intérieur même de l'organisme maternel et d'autre part, les matériaux nutritifs ne sont accumulés que si la fécondation a effectivement eu lieu. Ce mécanisme constitue un progrès net sur l'**oviparité** qui se caractérise par une élaboration de réserves précédant la fécondation (c'est-à-dire avec le risque de perte des substances élaborées si un gamète mâle n'atteint pas l'oosphère).

L'embryon est pourvu de réserves qui lui permettront de reprendre sa croissance sans autres besoins que l'oxygène de l'air et l'eau. La graine constitue par son organisation, sa structure et son mode de vie, une **forme de dissémination et de colonisation** sans équivalent. Résultat d'une longue série de transformations évolutives, elle confère aux plantes à fleurs une remarquable capacité de survie et d'implantation. La graine est ainsi un des éléments déterminants de leur extension explosive au cours des temps géologiques (tertiaire) et de leur réussite dans la nature actuelle. C'est pourquoi, on préfère souvent l'appellation de **Spermaphytes** à celle de **Phanérogames**, la fleur étant une structure plus variable et plus difficile à définir.

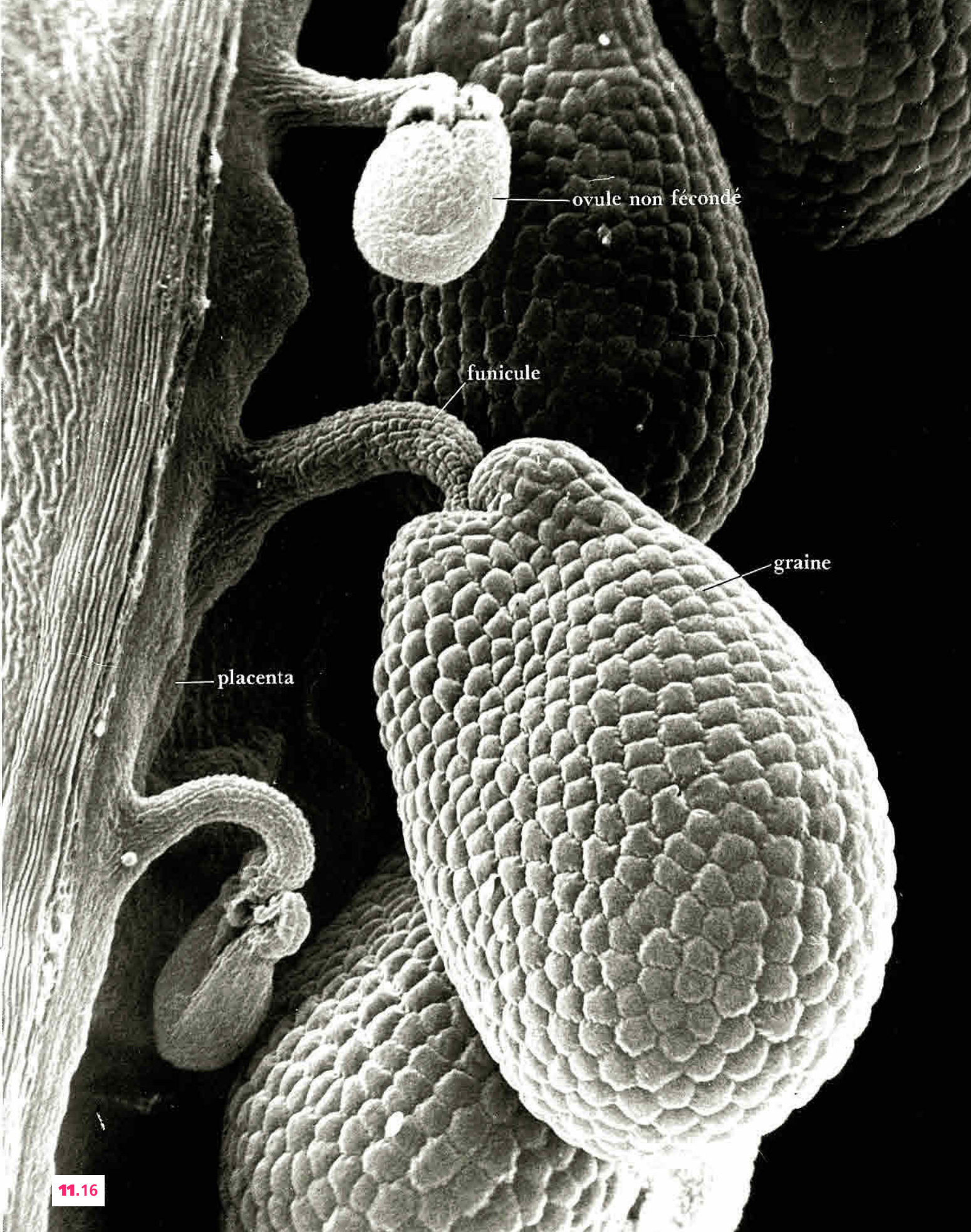
Lorsque les conditions deviennent favorables, la graine germe : l'embryon est le point de départ d'un nouvel organisme…



11.15

11-15. Compétition entre le développement de l'embryon et de l'albumen au cours de la formation de la graine.

11-16. Transformation de l'ovule en graine dans un fruit de capselle (× 1200).



11.16

12 Fruit

Le fruit est le résultat de la transformation de la fleur après la fécondation. La reprise de la croissance concerne surtout la partie femelle, c'est-à-dire les carpelles. Sur le fruit, les différentes parties du gynécée (styles, stigmates, sutures carpellaires) restent souvent reconnaissables ainsi que divers résidus floraux (périanthe, étamines desséchées). La position de ces derniers permet alors de reconnaître si le fruit dérive d'un ovaire supère ou infère. La paroi carpellaire devient ***péricarpe****. Deux types de transformations peuvent intervenir : 1) les cellules élaborent des parois épaisses qui se lignifient (sclérification). L'organe devient dur. On le qualifie de* ***fruit sec****. 2) les cellules gélifient leurs parois qui deviennent hydrophiles ; la cohésion intercellulaire s'affaiblit. Il se forme une pulpe plus ou moins fondante : on parle de* ***fruit charnu****.*

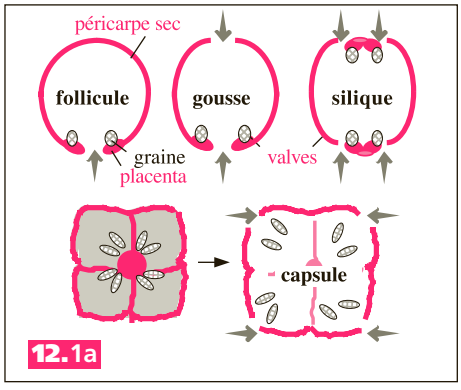
Un ***fruit simple*** *dérive de la transformation d'une fleur. Un* ***fruit composé****, ou* ***infrutescence****, naît de la transformation d'une inflorescence ; il peut être sec ou charnu.*

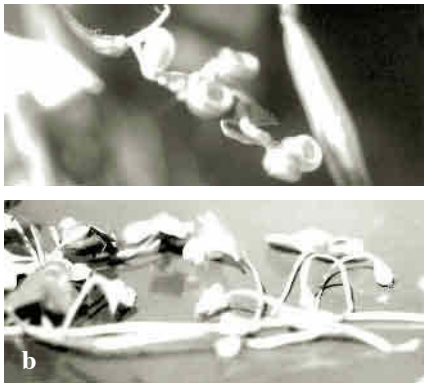
La ***dispersion des graines*** *loin du pied producteur se fait par différents procédés : utilisation du vent (anémochorie, facilitée par des expansions légères comme aigrettes, bractées ailées…), des animaux (zoochorie), éclatement du fruit et projection des graines, enterrement des fruits par allongement du pédoncule.*

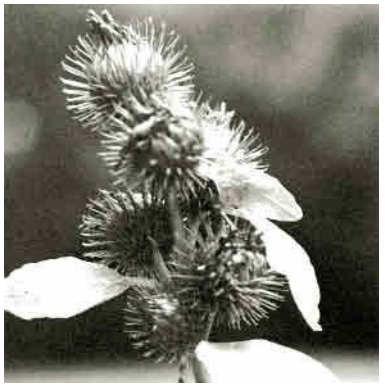
Fruits secs

Certains restent clos à maturité (fruits secs **indéhiscents**) ; le type en est l'**akène** qui renferme 1 seule graine libre sous le péricarpe (noisette, pissenlit). Ces fruits se détachent entiers de la plante-mère. Lourds, ils tombent sur place (glands sous les chênes) ; plus légers, ils sont souvent munis de dispositifs (ailes, aigrettes, crochets) qui favorisent leur dispersion par le vent ou les animaux.

D'autres fruits s'ouvrent à maturité et libèrent les graines (fruits secs **déhiscents**). On distingue selon le nombre de carpelles et le mode de déhiscence : le **follicule** (1C s'ouvrant par 1 fente) ; la **gousse** ou légume (1C s'ouvrant par 2 fentes) ; la **silique** (2C soudés s'ouvrant par 4 fentes délimitant 2 valves et 1 cadre porteur des graines). Un fruit sec déhiscent formé de plusieurs carpelles soudés est une **capsule** ; elle peut s'ouvrir par des fentes, des pores, des dents. Ces zones de sortie des graines occupent des positions précises, ce qui leur donnent un intérêt systématique.

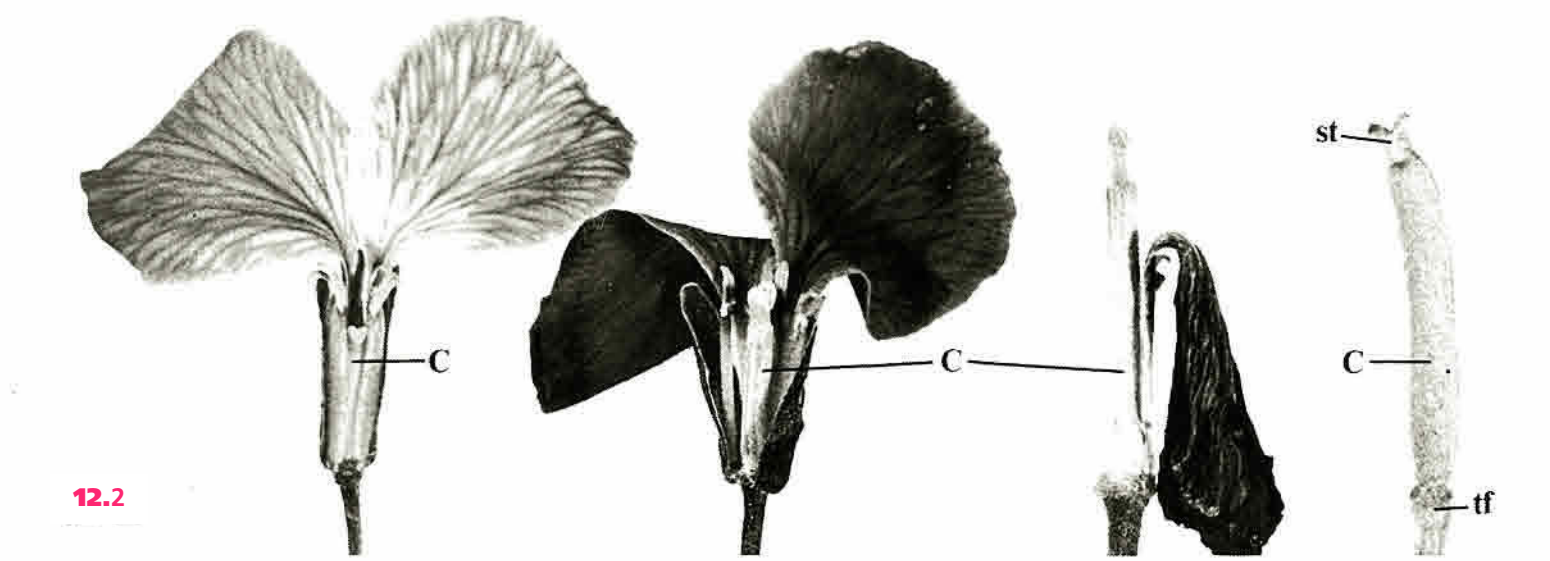




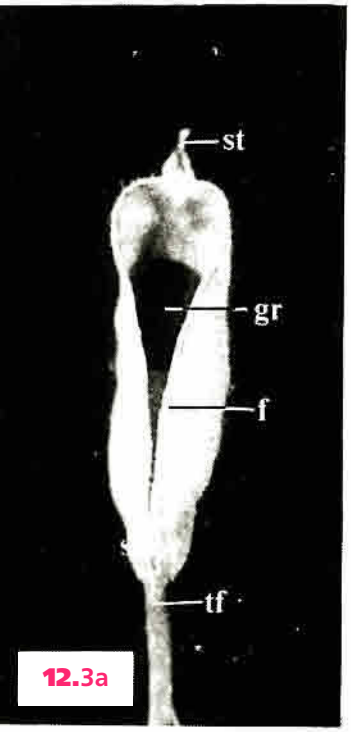


12-1. Modes de déhiscence.
a) Déhiscence des fruits secs illustrés sur la figure 12-3 ci-contre. **b)** Éclatement du fruit de balsamine (dite « impatiente n'y touchez-pas ») ; pédoncule de linaire cymbalaire (« ruine de Rome ») s'allongeant pour introduire la capsule dans des anfractuosités de mur qui est son habitat ; crochets de fruits de bardane dont le mécanisme d'accrochage a servi de modèle à l'inventeur du *velcro*.

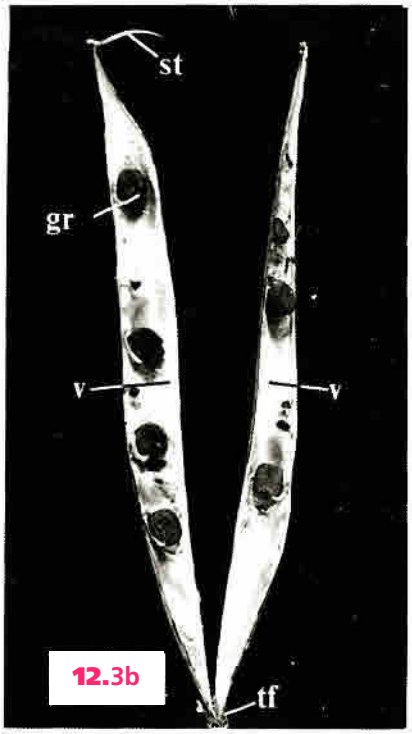
12-2 à 12-5. Fruits secs.
12-2. Transformation d'une fleur de giroflée (Brasicacées) ; seuls les 2 carpelles, **C**, se transformeront en une silique, **st**, stigmates ; **tf**, traces d'insertion du périanthe et des étamines.
12-3. a) follicule (pied d'alouette, Renonculacées). **b) gousse** (vesce, Fabacées). **c) silique** (giroflée, Brasicacées). **d) capsule** (épilobe, Œnothéracées), **ca**, cadre placentaire ; **f**, fente de déhiscence ; **gr**, graine ; **v**, valve.
12-4. Capsule (pavot, Papavéracées) ; pores, **po**.
12-5. Fruit composé. Akènes à aigrettes, **ai** (pissenlit, Asteracées) se séparant du réceptacle, **r**, du capitule.



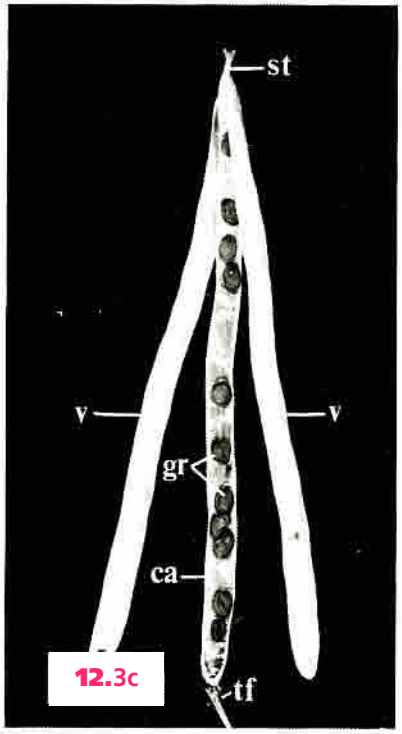
12.2



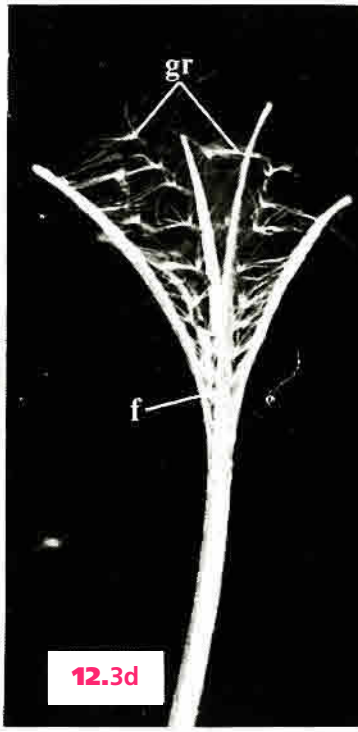
12.3a



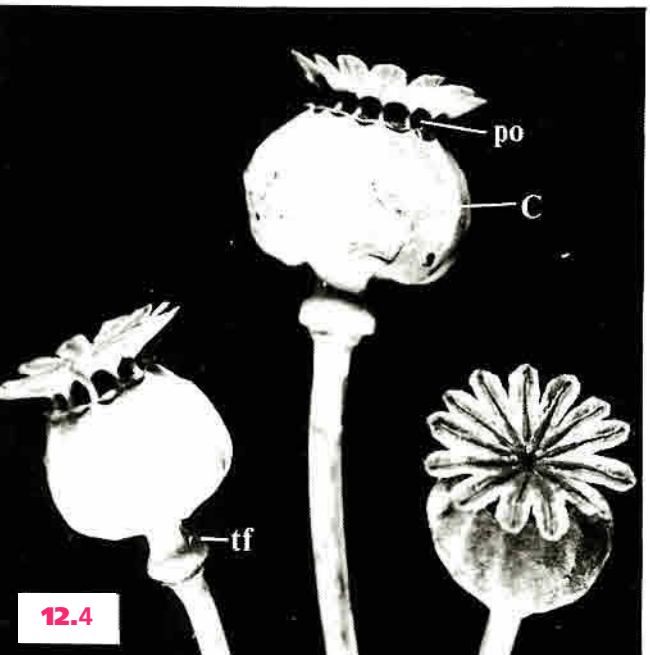
12.3b



12.3c



12.3d



12.4

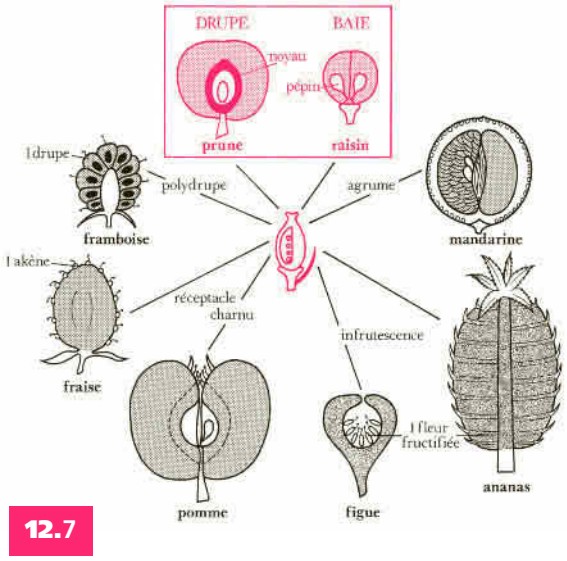
12.5

Fruits charnus

Il en existe deux types principaux : 1) les **baies** dont tout le péricarpe devient charnu ; les graines ou **pépins** baignent dans les cellules dissociées (raisin, groseille, tomate). 2) les **drupes** dont la partie interne du péricarpe est lignifiée et forme un **noyau** dur protégeant les graines ou **amandes** (prune, pêche, olive ; noix et noix de coco sont des noyaux de drupes dont l'enveloppe s'est désagrégée).

Les tissus charnus accumulent, au cours de la maturation du fruit, des substances organiques variées (glucides très abondants : saccharose ou glucose dans les vacuoles, amidon dans les plastes ; et aussi lipides, tanins, alcaloïdes, essences volatiles). Des pigments sont souvent élaborés : anthocyanes et flavones dans les vacuoles, carotène dans les plastes qui, de chloroplastes (fruit vert), se transforment en chromoplastes (fruit mûr). La dissociation cellulaire résulte d'une autodigestion des parois, en particulier des lamelles moyennes et des ciments pectiques, résultant d'une synthèse massive de pectinases (phénomène de gélification ou « métamorphose pectique »).

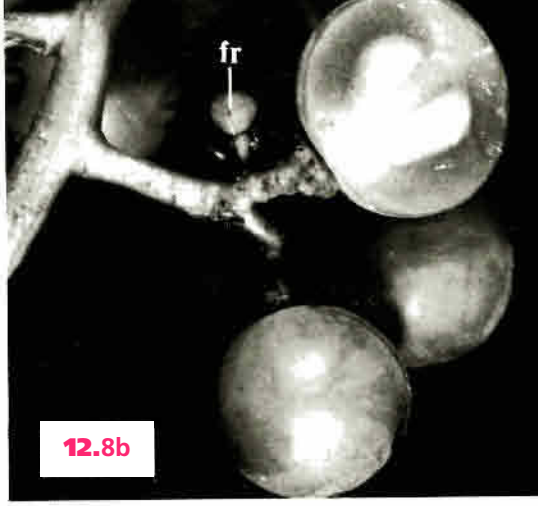
À côté des baies et des drupes simples et typiques, il existe des variantes. Ainsi, dans la framboise, chacun des nombreux carpelles libres de la fleur évolue en une petite drupe ; le fruit est une **polydrupe**. Dans les **agrumes** (mandarine, orange, citron), la zone interne du péricarpe émet des poils succulents qui tapissent chaque « quartier » (= carpelle), la partie externe donnant le zeste. Enfin, le réceptacle floral, les bractées, voir tous les tissus de l'inflorescence peuvent devenir charnus. Chez la figue, c'est le réceptacle de l'inflorescence en forme d'outre qui devient fondant ; au centre, se trouvent les fleurs transformées en akènes. L'ananas est un fruit composé où l'axe de l'inflorescence, bractées florales et ovaires infères sont concrescents et charnus ; il n'y a pas de graines : le développement est parthénocarpique. Un fruit parthénocarpique provient du développement des ovaires sans qu'il y ait fécondation des ovules : le fruit est donc sans graines (ananas, banane, certains agrumes…).



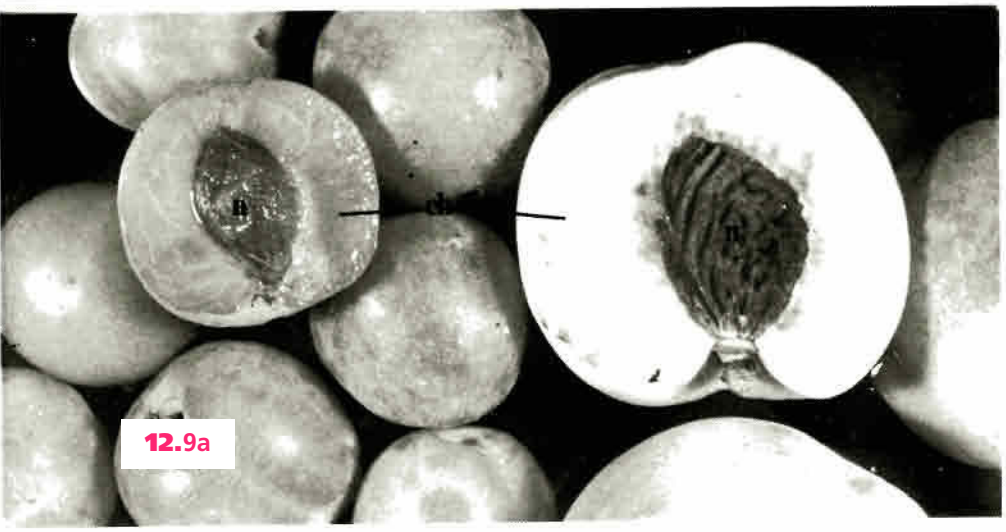
12-6. Parois de fruits. *À gauche*, paroi charnue : baie de groseille, les fibrilles cellulosiques sont dispersées par digestion du ciment pectique (× 30 000) ; *à droite*, paroi dure et sèche : endocarpe (« coque ») de noix, la cellulose forme des strates nombreuses, compactes et incrustées de lignine (× 8 000).

12-7. Formation des baies et des drupes simples et quelques variantes choisies parmi les fruits comestibles.

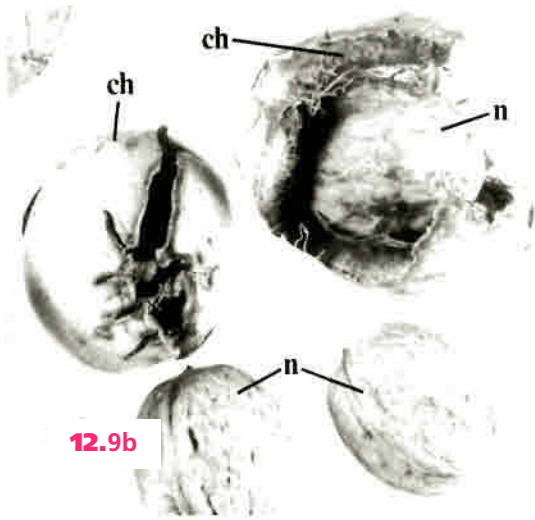
12.8a



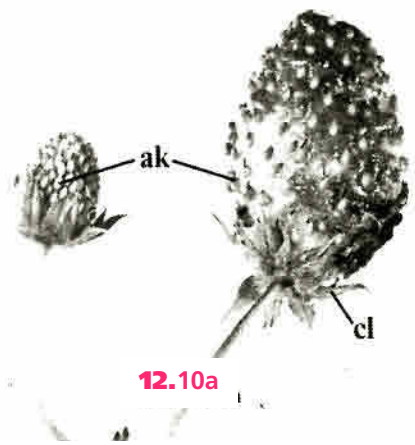
12.8b



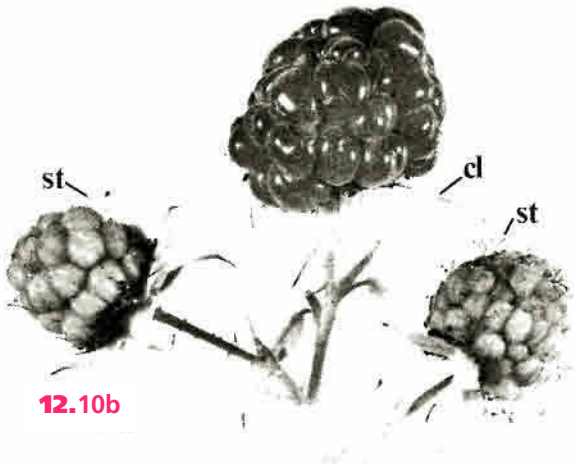
12.9a



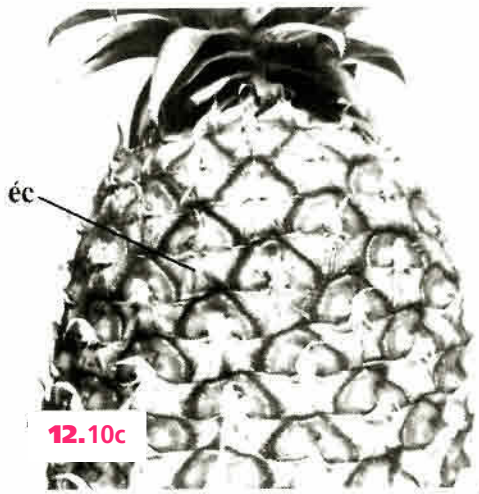
12.9b



12.10a



12.10b



12.10c

12-8 à 12-10. Fruits charnus.

12-8. Baies. a) Transformation d'une fleur de cucubale. **ov,** ovaire. **b)** Raisin. **fr,** fruit jeune avec restes de pièces florales.

12-9. Drupes. a) Prune et pêche. Coupes du péricarpe montrant sa partie externe charnue, **ch,** et sa partie interne lignifiée (noyau, **n**). **b)** Noix. La partie charnue, **ch,** externe forme le **brou**, riche en tanins, qui en se dissociant isole le noyau, **n**.

12-10. Autres cas. a) Fraise. Le **réceptacle** se développe et devient charnu après fécondation ; les nombreux carpelles qu'il porte, évoluent chacun en un petit akène, **ak, cl,** calice persistant de la fleur. **b)** Framboise. **Polydrupe, st,** stigmate. **c)** Ananas. **Fruit composé**. Chaque écusson, **éc,** correspond à l'ovaire et à la bractée, devenus charnus, d'une fleur.

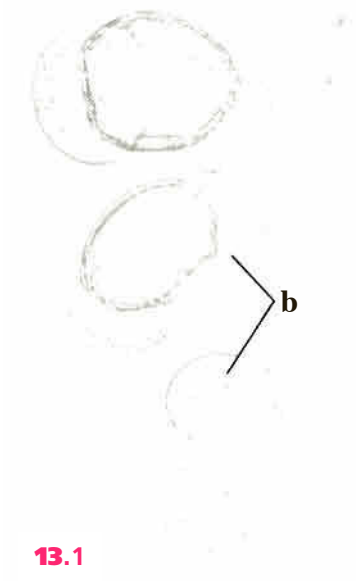
13 Diversité et sous-ensembles

*Les **Phanérogames**, ou plantes à fleurs, ont leurs organes reproducteurs visibles, groupés aux extrémités de certains rameaux du sporophyte. D'autre part, elles ont la capacité de former des graines d'où le nom de **Spermaphytes** qu'on leur donne aussi. L'embranchement des Phanérogames se divise en deux sous-embranchements, les **Gymnospermes** et les **Angiospermes**. Seront récapitulés ici les caractères principaux qui les différencient.*

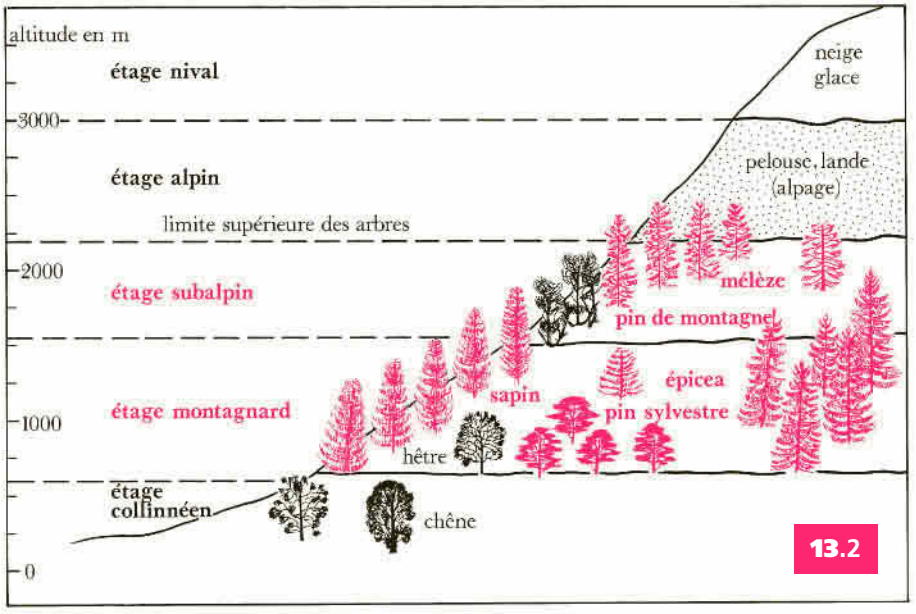
• Les Gymnospermes, groupe le plus primitif, sont apparues dès la fin de l'ère primaire ; elles ont constitué la flore terrestre dominante de l'ère secondaire, avant d'être supplantées par les Angiospermes. Les Gymnospermes actuelles typiques sont essentiellement représentées par les **Conifères** (5 000 espèces environ).

Tous les Conifères sont **ligneux** ; ce sont des arbres (pins, cèdres, séquoias), ou des arbustes (genévriers). Leur bois est **homoxylé** (p. 60) ; ils possèdent, en général, un appareil sécréteur (canaux à résines) qui leur donne une odeur caractéristique justifiant l'appellation de **Résineux** par laquelle les forestiers les désignent. Ils fournissent un bois très exploité pour ses qualités technologiques (ils constituent les 2/3 des bois industriels). Les feuilles sont en aiguilles (pins, mélèzes, cèdres), linéaires aplaties (sapins, ifs) ou en écailles appliquées sur la tige (cyprès, thuyas). Dans la majorité des cas, les feuilles sont persistantes ; elles sont caduques chez les mélèzes.

Tous les Conifères ont des fleurs **unisexuées** et sont monoïques (pins, sapins) ou dioïques (ifs). Les fleurs mâles forment des petits cônes constitués d'étamines portant 2 à 20 sacs polliniques sur leur face inférieure, libérant une grande quantité de pollen. Les fleurs femelles sont groupées en **cônes** constituées par des carpelles ou écailles portant 1 à 3 ovules nus sur la face supérieure (p. 75) et doublés par une bractée. La pollinisation se fait toujours par le vent et la fécondation par **siphonogamie**. Il n'y a pas de double fécondation et donc pas d'œuf albumen ; c'est le prothalle haploïde ou **endosperme** qui se charge de réserves. Les processus de reproduction (fécondation, embryogénèse) sont de longue durée, de sorte qu'il y a souvent, par exemple chez les pins, plusieurs générations de cônes femelles visibles sur les mêmes branches. Les écailles, d'abord petites et écartées, laissent arriver librement le pollen ; puis, elles grandissent et se referment en protégeant les ovules qui se transforment en graines. En général, les cônes se lignifient (pins, épicéas, cyprès) et s'ouvrent finalement par dessication en laissant échapper leurs graines. Exceptionnellement, ils deviennent charnus (« baies » de genévriers). Les ifs forment un repli rouge et charnu autour de l'ovule fécondé (arille) ; il n'y a pas de cône.



13.1



13.2

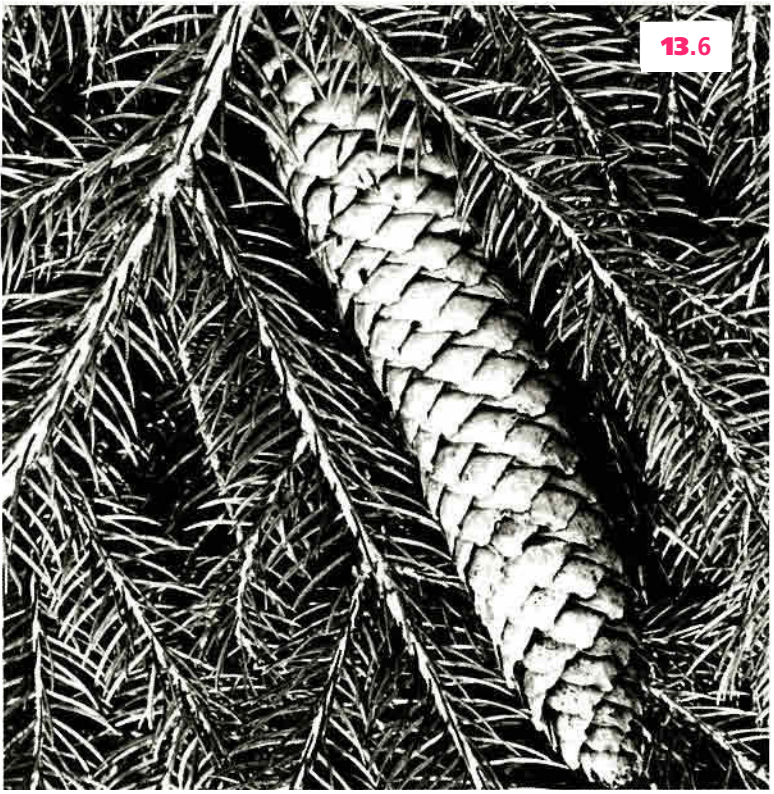
13-1. Pollens de pin sylvestre. Chacun est pourvu de 2 ballonnets aérifères, **b**, qui l'allègent et favorisent sa dispersion par le vent (« pluie de soufre »). (× 600).

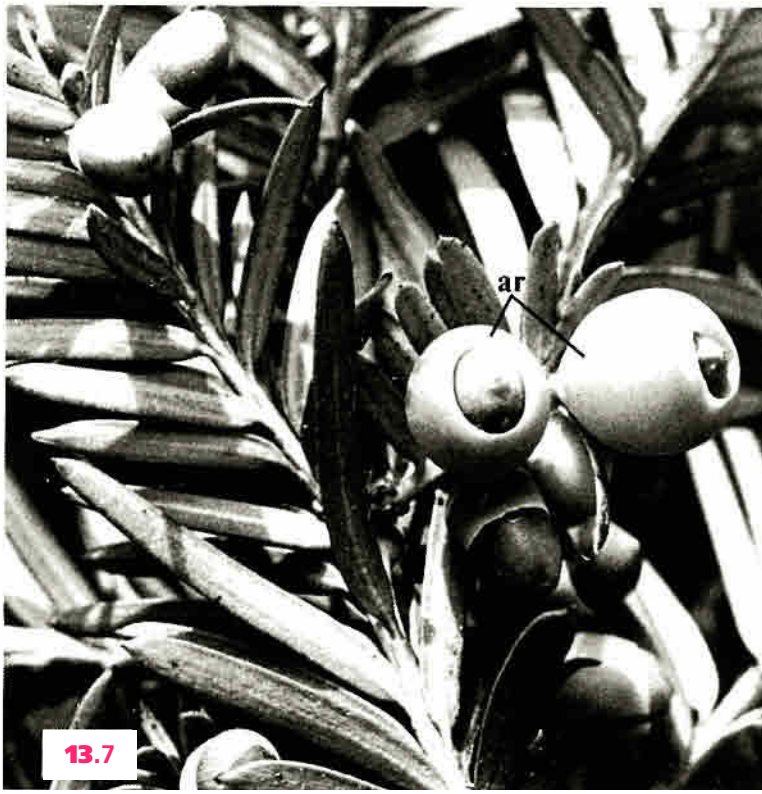
13-2. Étagement de Conifères en altitude.

13.3

13.4

13.5


13.6



13.7

13-3 à 13-7. GYMNOSPERMES. Conifères. Rameaux feuillés et cônes femelles.

13-3. Pin sylvestre. Aiguilles groupées par 2. Des cônes de 2 années successives, C_1, C_2, sont visibles.
13-4. Thuya. Petites feuilles imbriquées ; cônes à écailles ligneuses en lames.
13-5. Cyprès. Cônes globuleux à écailles isodiamétriques. – **13-6.** Épicéa. Feuilles piquantes ; long cône ligneux. – **13-7.** If. Feuilles linéaires ; graine entourée par une arille, **ar**, rouge vif à maturité. La graine amère est toxique pour l'homme et les animaux domestiques ; en revanche, l'arille est sucrée et comestible. Les feuilles contiennent du taxol utilisé contre certains cancers.

Les Conifères sont classés en plusieurs familles d'importance inégale. En Europe, se rencontrent des plantes de la famille des **Cupressacées** (cyprès, genévriers) et surtout des **Pinacées** (pins, épicéas, mélèzes). Ces derniers forment de grands peuplements forestiers, surtout en régions froides (forêts nordiques) ou montagneuses (massif alpin), où elles interviennent de façon prépondérante dans l'aspect de la végétation et se répartissent en **étages** caractérisés par la dominance de certaines espèces.
Beaucoup d'essences de familles américaines ou asiatiques sont importées et utilisées comme arbres d'ornement : **Taxodiacées** (*Sequoia, Taxodium*), **Araucariacées** (*Araucaria*) ou pour réaliser des haies « toujours vertes » : **Cupressacées** (*Thuya, Biota, Chamaecyparis*).
D'une façon générale, les Conifères sont peu exigeants. Ils se contentent de sols pauvres et de climats rudes, de sorte qu'ils sont abondamment utilisés comme essences de reboisement (Landes). C'est parmi les Conifères que se trouvent les végétaux de plus grande dimension (séquoia : 120 mètres de haut) et de plus grande longévité (if : 1 000 ans ; séquoia : 3 000 ans ; le record étant détenu par une espèce de l'Arizona, le pin aristé : plus de 4 000 ans).

13-8. Cônes de pin pignon. À gauche, cônes mûrs, fermé puis ouvert ; remarquez la disposition hélicoïdale des écailles (carpelles) ; vue apicale montrant la libération des graines, les pignes, à coque ligneuse et aile caduque.

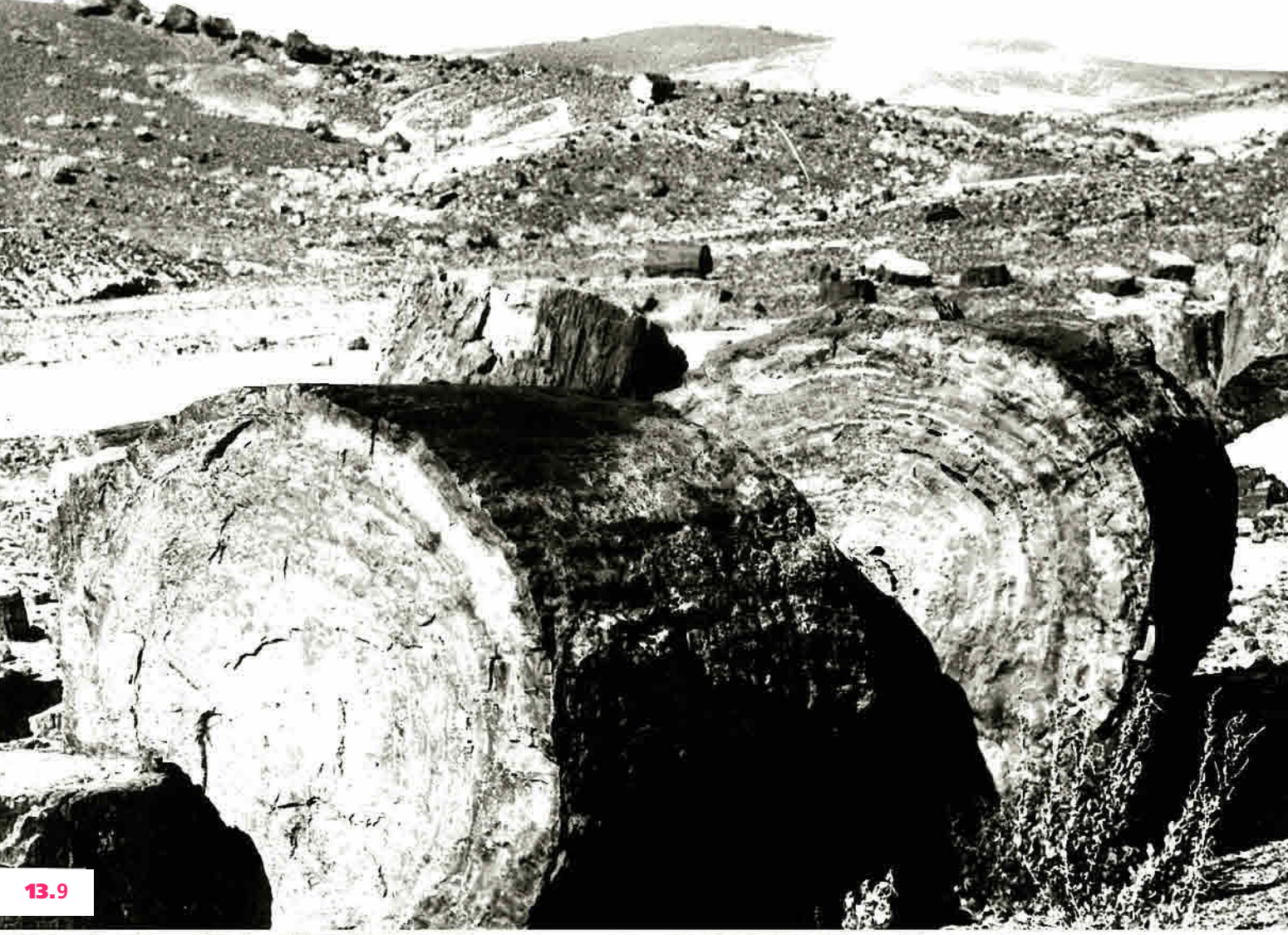
Les Gymnospermes ont laissé de très nombreuses traces fossiles dont la plupart correspondent à des lignées éteintes. Elles témoignent de l'ancienne prédominance du groupe dans la flore terrestre. Déjà bien représentés dans la forêt Carbonifère (*Cordaïtes*) et au Permien (*Voltzia*), il connut une grande extension et un maximum de diversification pendant **l'ère secondaire (mésozoïque)** qui est souvent qualifiée « **d'ère des Gymnospermes** » (simultanément, pour les vertébrés, ce fut l'ère des reptiles).
Ces organismes anciens ont parfois laissé d'impressionnants vestiges tels certaines *forêts pétrifiées* dont la plus célèbre est sans doute celle de l'Arizona dont le parc de 400 km^2 montre des milliers de troncs de Conifères du Trias, en partie dégagés par l'érosion. Conservés par silicification, même leur structure microscopique est parfaitement étudiable.

13-9 à 13-11. Conifères fossiles.

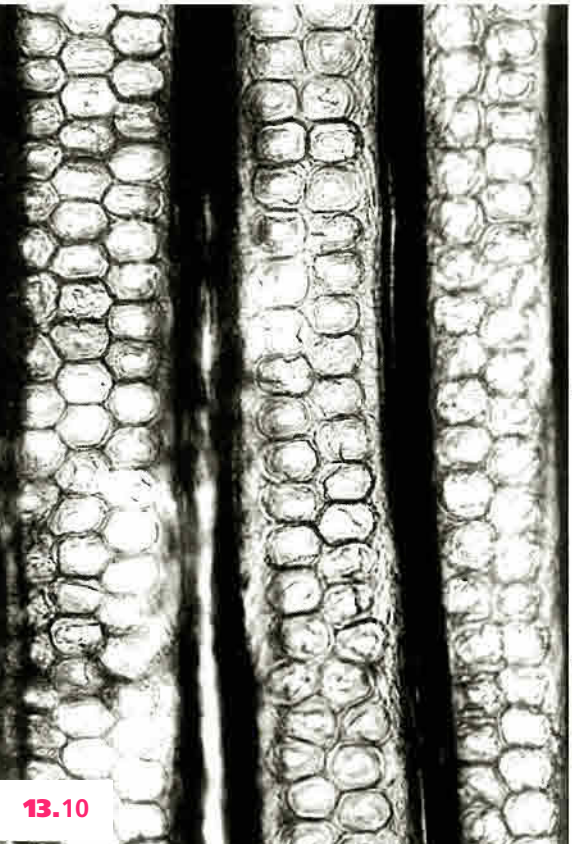
13-9. Forêt pétrifiée de l'ère secondaire. Parc national de l'Arizona. Troncs silicifiés d'*Araucarioxylon*. Les cernes annuels du bois sont apparents.

13-10. Coupe longitudinale radiale d'un bois silicifié d'*Araucarioxylon* (× 800). Dans les fibres trachéides, les ponctuations aréolées, typiques des Conifères, sont bien visibles (cliché J. Broutin).

13-11. Empreinte d'une branche de *Voltzia* dans un grès des Vosges (réduite de moitié, cliché L. Stamm Granvogel). Ce grès a été utilisé pour la construction de la cathédrale de Strasbourg.



13.9



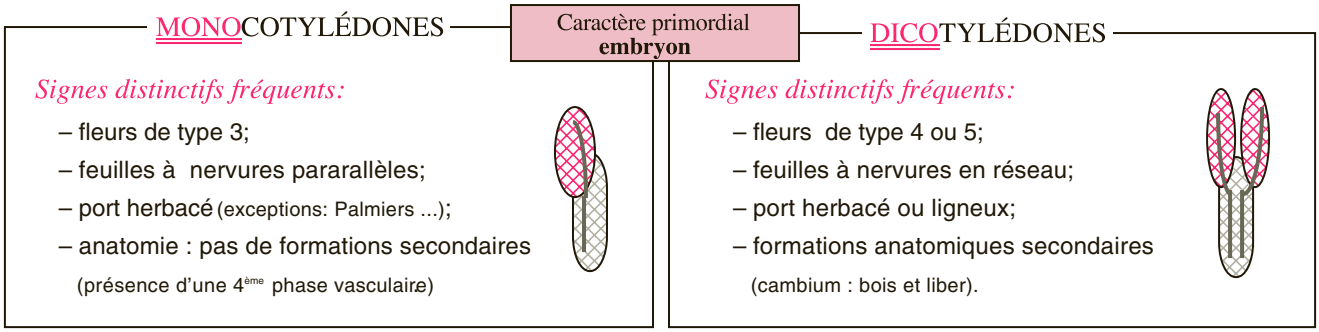
13.10

13.11

• Les Angiospermes, apparues vers la fin du Jurassique, représentent actuellement la grande majorité des plantes terrestres (200 000 espèces).

La caractéristique principale des Angiospermes est d'avoir des **ovules protégés**, situés dans un ovaire clos. Le pollen ne peut arriver directement jusqu'à l'ovule et doit germer sur une partie spécialisée du carpelle, le stigmate ; il se produit une **double fécondation** (p. 98-101). Rappelons que le carpelle clos, nécessairement traversé par l'élément mâle, constitue un « filtre », jouant un rôle de sélection génétique essentiel qui a été déterminant pour la réussite du groupe.

Si les Angiospermes constituent un sous-embranchement homogène par la constance de l'organisation des gamétophytes et des phénomènes de la fécondation, elles sont très variées du point de vue biologique, et leur appareil végétatif comme leur appareil reproducteur présentent toutes sortes d'adaptations structurales et fonctionnelles. Les Angiospermes se divisent en **Monocotylédones** et **Dicotylédones**. Cette distinction qui repose sur un caractère embryologique fondamental – nombre de cotylédons (p. 104) –, s'accompagne souvent d'un ensemble de traits facilitant leur identification.

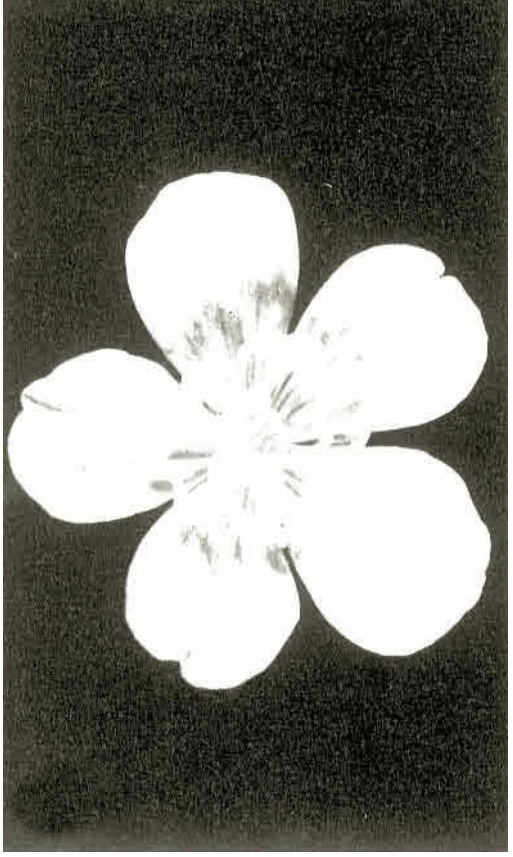


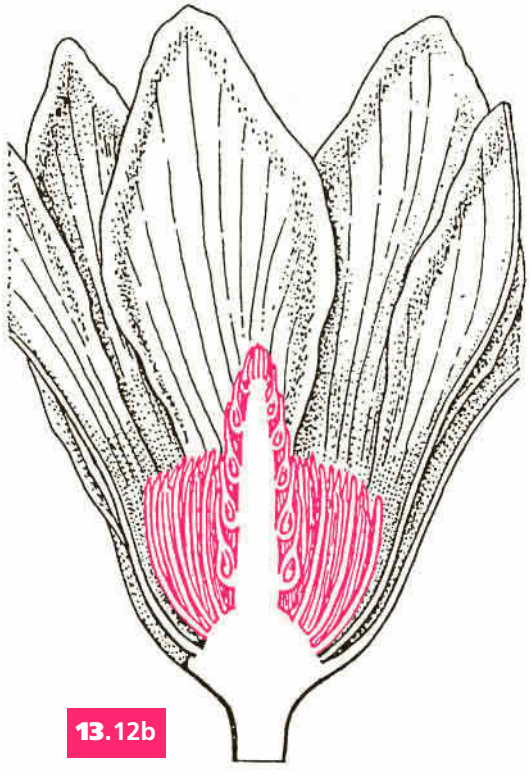
L'ascendance des Angiospermes reste mal connue. Le groupe actuel des **Polycarpiques** présente un ensemble de **caractères archaïques** qui conduisent à les considérer comme proches d'une **hypothétique souche ancestrale**.

Ce groupe comporte essentiellement une famille arborescente, les **Magnoliacées** (type *magnolia*) et une famille herbacée, les **Renonculacées** (type *renoncule* ou bouton d'or). Les Nymphéales (Nénuphar…) sont également un ordre primitif.

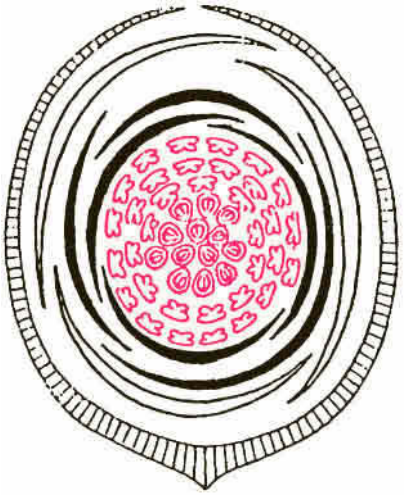
Les fleurs considérées comme les plus primitives sont caractérisées par un nombre élevé et variable de pièces reproductrices, insérées en **spirale** (et non en **cycles** stables comme dans les familles plus évoluées) sur un réceptacle saillant. Les carpelles, puis les fruits, restent, de plus, indépendants les uns des autres (d'où le nom Polycarpiques, de *poly* = nombreux et *carpo* = fruit).

13.12a





13.12b

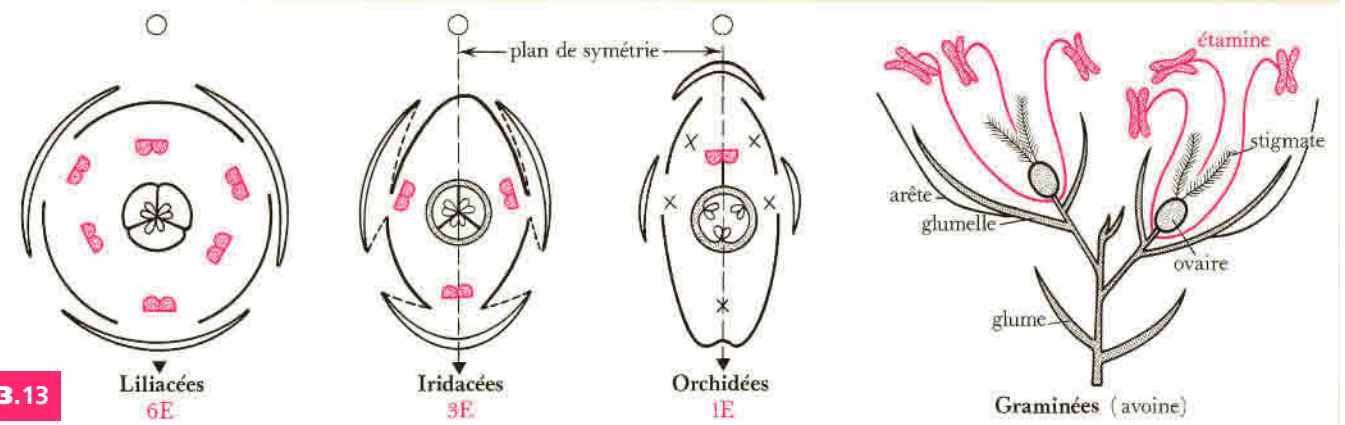


13.12c

13-12. Fleurs archaïques d'Angiospermes : nénuphar, magnolia et renoncule.
a) Nénuphar avec nombreuses étamines et carpelles soudés en un pistil central. **b) Magnolia**. Fleur épanouie (une pièce du périanthe enlevée) à étamines et carpelles multiples ; en dessous, coupe longitudinale montrant le réceptacle saillant et diagramme floral avec disposition spiralée de toutes les pièces. **c) Renoncule** ou bouton d'or. Vue de la corolle et des *n* pièces reproductrices ; en dessous, coupe longitudinale, les 5 pétales portent à leur base des onglets nectarifères (flèche) et diagramme floral à périanthe cyclique et pièces reproductrices spiralées.

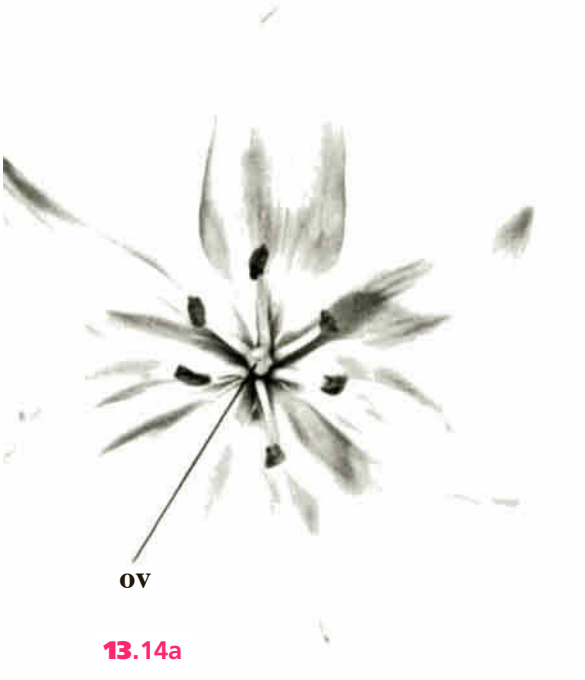
1) Monocotylédones

Les Monocotylédones ont évolué vers une structure herbacée caractéristique :
– faisceaux conducteurs de tiges nombreux et dispersés (p. 37) ;
– pôles vasculaires nombreux des racines ;
– absence de formations secondaires. Pas d'assises génératrices ;
– structure exclusivement primaire avec une 4e phase d'évolution vasculaire (p. 37) ;
– feuilles simples à nervures parallèles, souvent pourvues d'une gaine qui entoure une tige non ramifiée ;
– présence fréquente d'organes souterrains pérennants (bulbes, rhizomes, tubercules) adaptés au cycle saisonnier.
Leur fleur est du type 3 (**trimère**) (p. 82) avec un périanthe souvent concolore (sépales et pétales identiques).
L'évolution des Monocotylédones se marque par un perfectionnement graduel de l'appareil floral avec spécialisation soit vers une pollinisation entomophile, soit vers une pollinisation anémophile (p. 122) :
• Sur la voie **entomophile**, plusieurs types de modifications apparaissent :
– stabilisation et souvent réduction du nombre de pièces florales. Les familles les plus archaïques sont proches des Dicotylédones primitives, les Polycarpiques ;
– passage de l'ovaire supère à l'ovaire infère (p. 97) qui assure une plus grande protection des ovules ;
– passage d'une fleur régulière (actinomorphe) à une fleur irrégulière (zygomorphe) (p. 82).
Les **Liliacées** constituent la famille la plus typique du groupe avec de nombreuses espèces (lis, p. 81; 97; 98 ; tulipe, p. 87 ; muguet, p. 37 ; tradescantia, p. 82, 83 ; jacinthe ; ail ; oignon ; asperge). Elles ont des fleurs régulières, trimères, pentacycliques avec un ovaire supère.
La comparaison de familles voisines montre une série de transformations progressives. Les **Amaryllidacées** (jonquille, p. 97 ; perce-neige) ont acquis un ovaire infère. Les **Iridacées** (iris, glaïeul, crocus), également à ovaire infère, n'ont plus qu'un cycle d'étamines et ont une tendance à la zygomorphie (glaïeul). Le terme de ces transformations est réalisé par les **Orchidées**, qui se situent au sommet de l'évolution des Monocotylédones. La fleur très modifiée présente un ovaire infère et une symétrie bilatérale accentuée, avec un grand pétale, très décoré et nectarifère, le labelle, servant d'attraction et de « terrain d'atterrissage » pour les insectes. Il n'y a plus qu'une étamine fertile, soudée aux styles ; le pollen est agglutiné en masses (pollinies) qui se fixent sur le corps des insectes visiteurs. L'ensemble constitue un appareil étroitement adapté à la fécondation croisée.

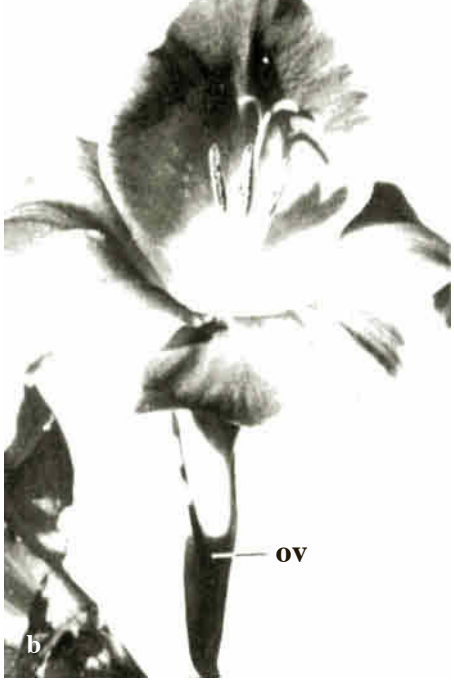


ovaire supère **ovaire infère** **schéma d'un épillet à 2 fleurs fertiles**

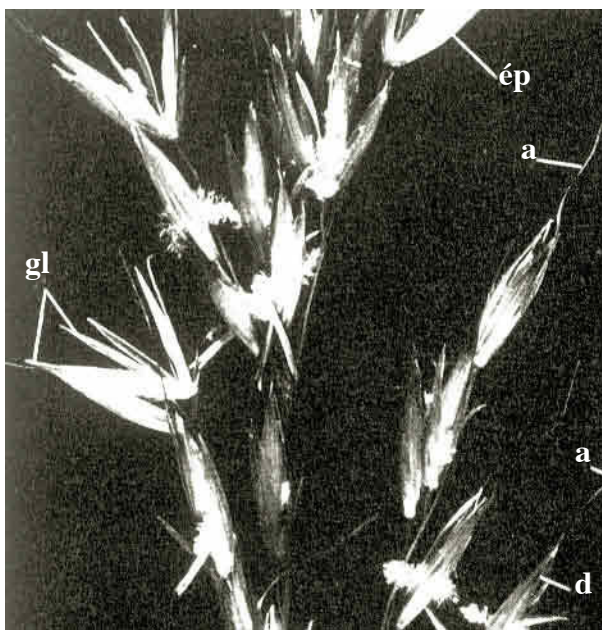
13-13. Diagrammes et schémas des types floraux illustrés sur la page ci-contre.

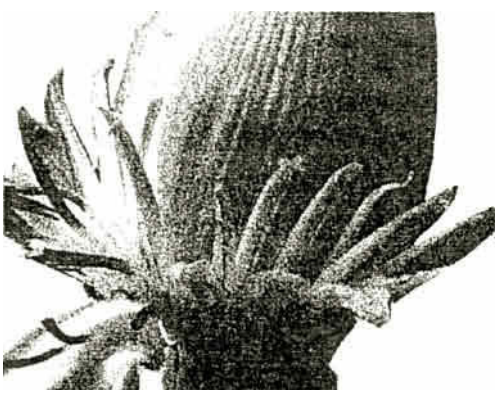


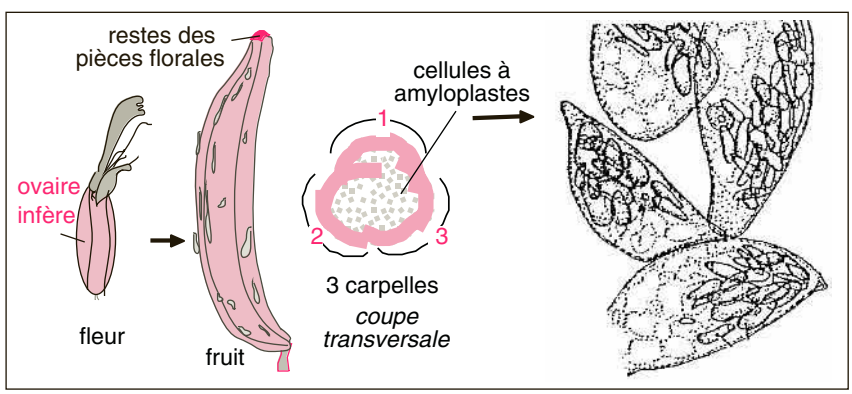
13.14a



13-14 et 13-15. Types floraux de Monocotylédones.
13-14. Passage d'une fleur régulière à une fleur irrégulière. **a)** Lis (Liliacées). **ov,** ovaire supère. **b)** Glaïeul (Iridacées). 3 étamines, ovaire infère, **ov. c)** Ophrys (Orchidées). 1 étamine, **E ;** ovaire infère, **ov ;** labelle, **I.** Dans cette famille, la fleur se retourne de 180° ce qui amène le labelle vers le bas (voir annexe 2). **d)** Avoine (Graminées). Périanthe très modifié limité à 2 pièces membraneuses ou glumelles, **gl,** dont l'une est prolongée par une longue arête, **a.** Dans les avoines, les fleurs sont groupées par 2 à 4 ; l'ensemble constitue l'inflorescence fondamentale ou **épillet, ép,** protégé par 2 glumes. Les épillets sont disposés en une grappe légère et ramifiée appelée **panicule**. Dans d'autres genres, et en particulier chez les céréales, les épillets n'ont pas de pédoncules et sont groupés en **épis**.







13-15. Bananier. De gauche à droite : partie d'une inflorescence montrant un niveau de fleurs entre deux bractées (future main de bananes) ; transformation de l'ovaire infère en fruit et aspect microscopique *in vivo* (simplement montées dans l'eau entre lame et lamelle, dessins de M. Chadefaud) des cellules de la pulpe.

• Sur la voie **anémophile** (fécondation par le vent : étamines à longs filets oscillants et stigmates plumeux), les principales familles sont les **Cypéracées** (carex, papyrus…) fréquentes en milieux marécageux et les **Graminées**. Ces dernières ont une importance particulière, à la fois dans les milieux naturels et dans le domaine appliqué. Elles ont un port caractéristique avec : tiges creuses (sauf aux nœuds) ou **chaume**, à feuilles engainantes étroites ; inflorescences en **épillet** ; semences ou **caryopses**, contenant un *albumen farineux* riche en amidon et en protéines. Leur forte capacité de **multiplication végétative** leur permet de former des tapis gazonnants et de vastes surfaces herbacées (prairies, savanes, steppes, pampas…). Des espèces fourragères (paturin, flouve, phléole, vulpin…) sont essentielles en élevage. Et surtout, cette famille comporte les **céréales** (ainsi nommées par référence à la déesse des moissons, *Cérès*) qui sont de véritables « plantes de civilisation » comme le **blé** et le **riz**, ainsi que l'orge, l'avoine, le mil… et diverses plantes agro-industrielles, telles que le **maïs** et la **canne à sucre**. Premières plantes cultivées au cours des temps préhistoriques et responsables de la **révolution néolithique**, les céréales restent au centre d'enjeux économiques internationaux majeurs.

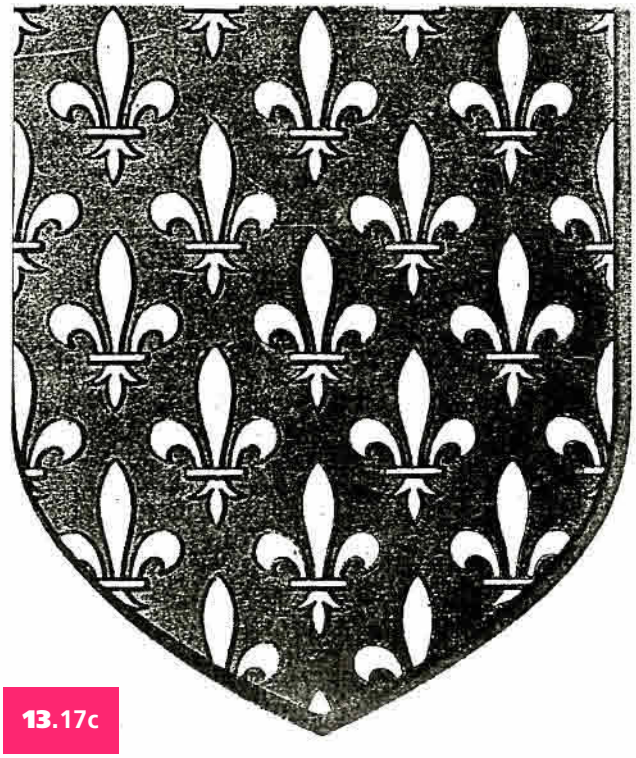
13-16. Céréales.
a) La déesse *Cérès* (ou *Déméter*) présente du blé au premier agriculteur (vase grec du V^e^ siècle avant J.-C.).
b) Du blé au pain : le boulanger (de *boulence* = pain en boule) d'après Bouchardon (XVIII^e^ siècle). **c)** Une boulangerie traditionnelle.

• Parmi les autres familles de Monocotylédones, plusieurs sont fréquentes sous climat tropical. Certaines se caractérisent par la présence d'une grande bractée, la spathe, en forme de cornet, qui enveloppe l'inflorescence. C'est le cas des **Aracées** (arum, anthurium) et des **Palmiers** (cocotier, dattier).

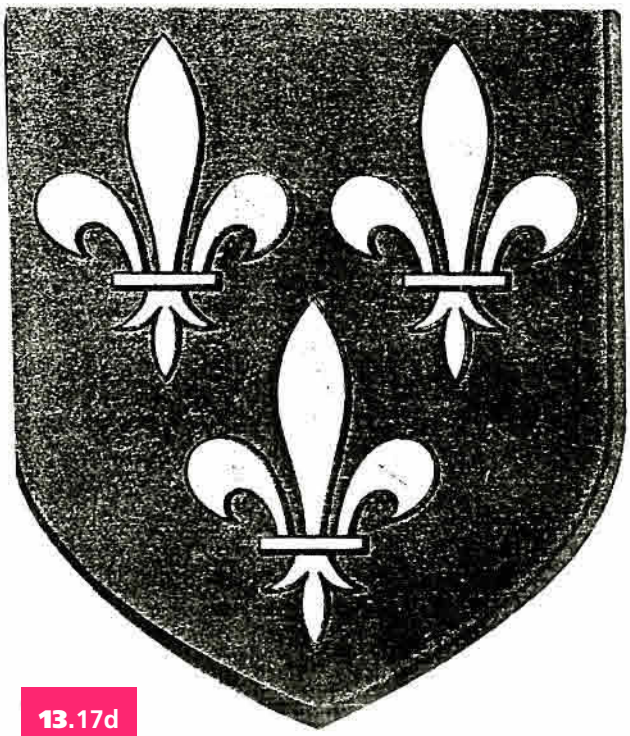
13-17. Le caractère trimère de la fleur de Monocotylédones.
a) Lis candide. – **b)** Iris jaune des marais. – **c)** Écu « semé de fleurs de lys » (XII-XIII^e^ siècles). **d)** Motif réduit à trois (XIV-XIX^e^ siècles).
Le chiffre 3 est hautement symbolique et l'emblème héraldique de l'ancienne France en est l'illustration. Mais il n'est pas certain, historiquement, que l'original soit bien un lis… Un autre candidat possible est l'iris qui en a la couleur dorée et la silhouette, avec sépales pendants, **S**, opposés aux pétales, **P** et stigmates pétaloïdes, **st.**

13.17a

13.17b



13.17c

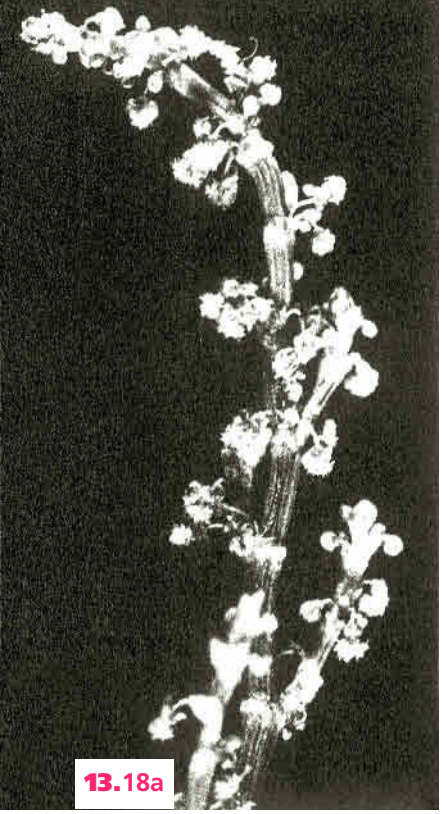


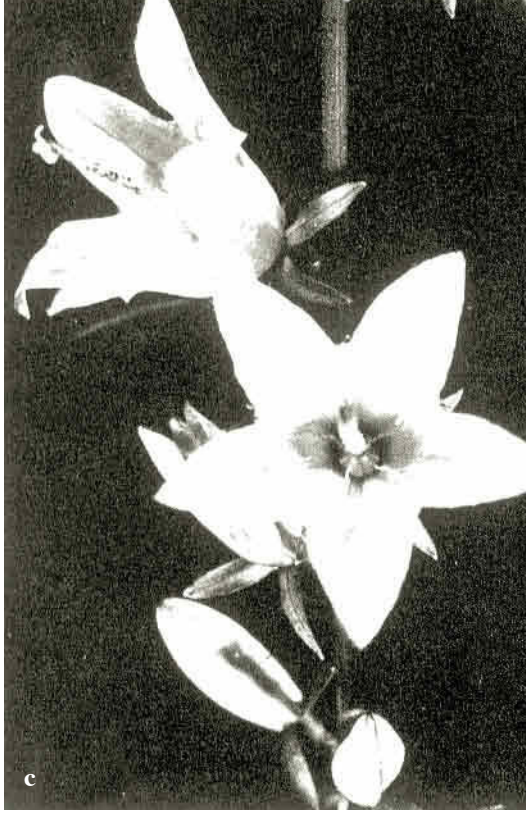
13.17d

2) Dicotylédones

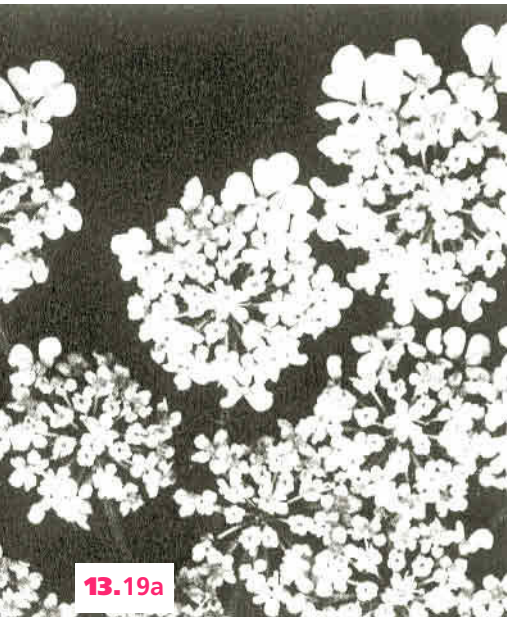
Les Dicotylédones s'opposent souvent aux Monocotylédones par les caractères structuraux suivants :
– faisceaux conducteurs des tiges disposées sur 1 cercle (p. 37) ;
– pôles vasculaires des racines au nombre de 2 ou 4 (p. 24) ;
– mise en place de cambiums et production de bois hétéroxylé (p. 54-58). Certaines Dicotylédones ont en conséquence une structure ligneuse et sont arborescentes ;
– feuilles à nervures généralement ramifiées (non parallèles).
La fleur est fondamentalement du type 5 (**pentamère**), plus rarement du type 4 (**tétramère**) (p. 82).
Les Dicotylédones comportent de très nombreuses familles que les spécialistes classent différemment suivant les critères qu'ils retiennent. Ainsi, certains séparent d'emblée les **lignées arborescentes** des **lignées herbacées**. Une subdivision discutée sur le plan phylogénique, mais traditionnelle, consiste à prendre en compte les caractères de la corolle. Ceci conduit à distinguer les Apétales, les Dialypétales et les Gamopétales.
• Les **Apétales**, dépourvues de corolle, ont des fleurs discrètes et souvent unisexuées. La pollinisation est en général anémophile. Considérées comme archaïques, elles constituent, en fait, un ensemble hétérogène (environ 10 000 espèces). Elles comportent les **Amentifères** dont les fleurs sont disposées en chatons (noisetier, p. 83) et qui regroupent la plupart des grands arbres de nos régions (chêne, hêtre, charme, châtaignier). On y rencontre aussi des plantes herbacées comme les orties (**Urticacées**), les rumex (**Polygonacées**).
• Les **Dialypétales** ont un périanthe double et à pétales séparés. C'est un groupe vaste (70 000 espèces) et touffu, dans lequel les filiations entre familles sont souvent difficiles à établir. À la base, on a vu (p. 118) que se placent les **Polycarpiques**.
Parmi les Dialypétales plus évoluées, ont déjà été citées : les **Brassicacées** (p. 84, 85, 86) du type 4 et les **Caryophyllacées** (p. 81, 82, 83) du type 5. Il s'y ajoute : les **Rosacées** (églantier, fraisier, prunier), les **Fabacées ou Fabacées** (haricot, genêt, trèfle) à corolle en forme de « papillons », donc zygomorphe, et les **Apiacées** à nombreuses petites fleurs pourvues d'un ovaire infère, groupées en ombelles (carotte, cigüe, persil).
• Les **Gamopétales** ont leurs fleurs à pétales soudés en un tube sur lequel se fixent les étamines (dites corolliflores). Elles présentent les familles les plus évoluées des Dicotylédones (45 000 espèces). L'enchaînement naturel montre des phénomènes évolutifs qui rappellent celui constaté chez les Monocotylédones : outre la réduction et concrescence des pièces florales, certaines familles acquièrent des fleurs zygomorphes (**Labiées ou Lamiacées,** p. 80, 82, 83), d'autres un ovaire infère (**Campanulacées**). Les **Astéracées** (marguerite, bleuet, topinambour) représentent l'apogée des Angiospermes. Elles rassemblent les perfectionnement esquissés au cours de l'évolution : ovaire infère, zygomorphie, gamopétalie, complétés par une réduction de taille et un regroupement des fleurs en inflorescence compacte, le capitule. Cette famille est la plus vaste de toutes les plantes à fleurs, environ 1 000 genres et 19 000 espèces, soit près du 1/10 des Angiospermes.

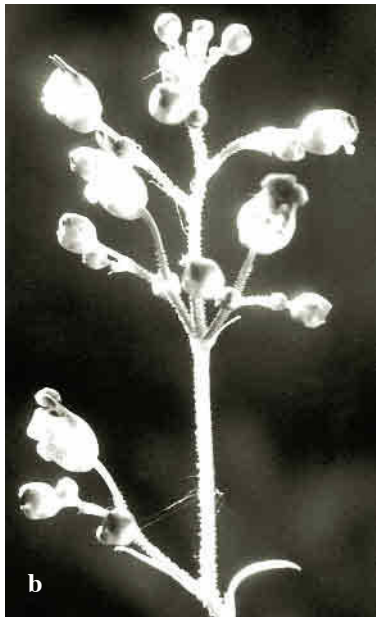
*Le nom des familles utilisé ici correspond à la **terminologie traditionnelle** ; elle est hétérogène et l'étymologie fait référence à des caractères variés : inflorescences (Astéracées, Apiacées), corolles (Fabacées, Brassicacées), graines (Graminées)… Les systématiciens recommandent maintenant l'usage d'une dénomination plus homogène, chaque famille devant être caractérisée par le suffixe* –aceae *ou* –acées (Orchidaceae *et non Orchidées) et se référer à un **genre type** : par exemple, au lieu de Graminées, on parlera de* Poaceae *définie à partir du genre* Poa*, le paturin : les Brassicacées seront, de la même façon, remplacées par* Brassicaceae *définie à partir du chou,* Brassica *; les Apiacées par* Apiaceae *du genre* Apium*, le Céleri. Cette **nomenclature moderne** est plus rigoureuse mais son usage est d'accès moins direct et moins familier.*

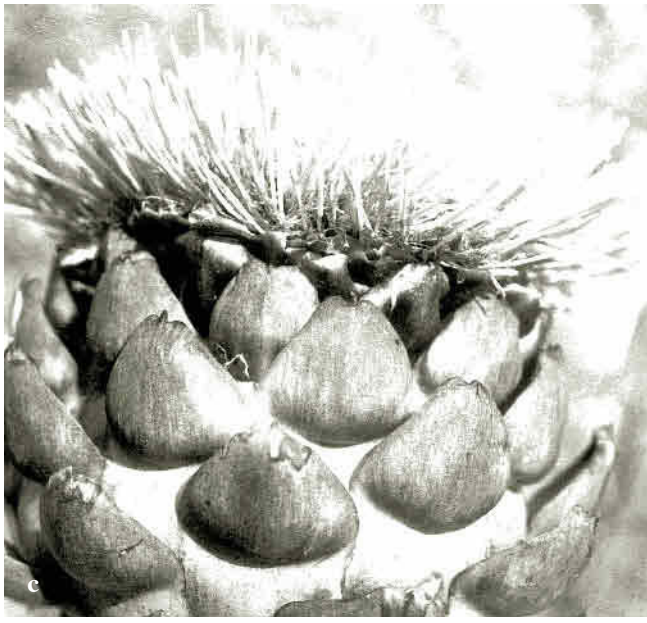




13-18. Types floraux de Dicotylédones.
a) Apétale. Rumex ou oseille sauvage (Polygonacées). **b) Dialypétale.** Gesse (Fabacées) à fleur « irrégulière » (symétrie bilatérale = zygomorphe). **c) Gamopétale.** Campanule (Campanulacées).



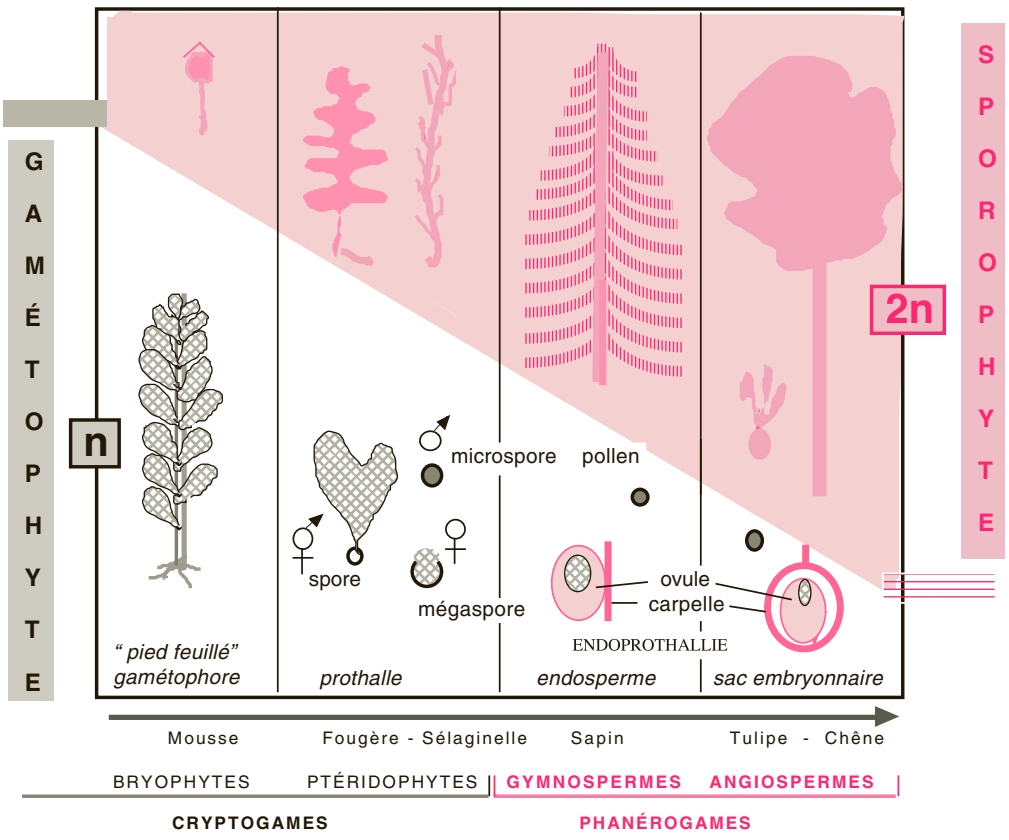




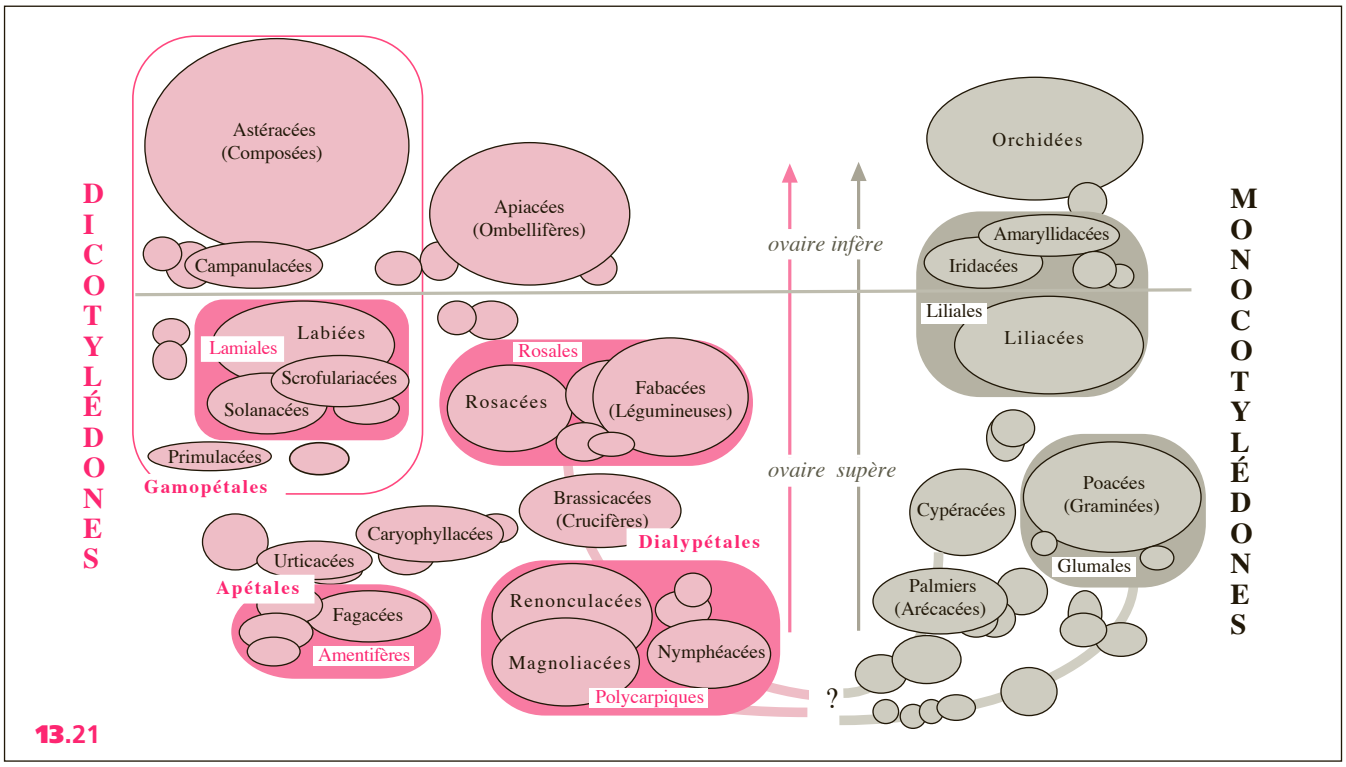
13-19. Familles évoluées de Dicotylédones.
a) Apiacées (Apiacées). Ombelles de carotte. **b)** Scrofulariaciées. Inflorescence de scrofulaire, corolle gamopétale et zygomorphe. **c)** Astéracées (Astéracées). Capitule d'artichaut simulant une fleur. La base des bractées, avant l'épanouissement et le réceptacle charnu (« fond ») forment les parties comestibles ; les boutons floraux constituent le « foin ».

Au total, les Angiospermes sont le résultat d'une longue évolution de la « lignée verte ». Après l'adaptation progressive au milieu terrestre des premiers Embryophytes (Bryophytes, Ptéridophytes), surtout marqués par la structuration de l'appareil végétatif, le système reproducteur voit son aboutissement avec les Phanérogames. Les jalons successifs sont caractérisés, en particulier, par une forte réduction de la phase haploïde (gamétophyte) du cycle de développement.

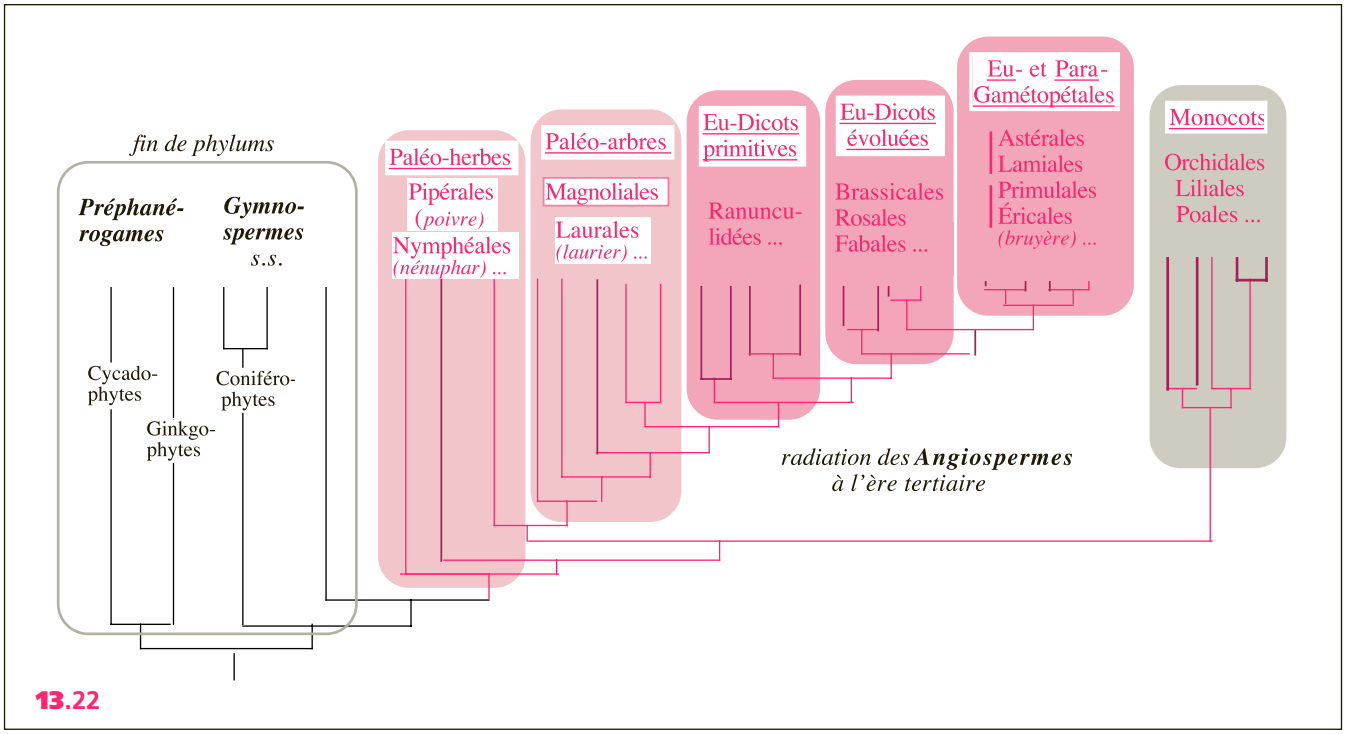
La réussite des Angiospermes a été quasi explosive et leur **radiation évolutive**, au cours de l'ère tertiaire, très spectaculaire ; elles ont colonisé des milieux les plus divers et se sont adaptées à des climats les plus contrastés. On en a identifié, dans la flore actuelle, environ 300 000 espèces (les Gymnospermes n'en comptant environ que 500, elles apparaissent comme des **fins de phylums** dont la biodiversité a été maximale, comme celle des Préphanérogames – *cf.* tome 1 *Organisation des plantes sans fleurs* – à l'ère secondaire), apparentées en multiples familles. Leur nombre par famille est très variable ; il va de quelques unités à plusieurs milliers. Les deux familles les plus riches en espèces sont les Astéracées (15-20 000) et les Orchidées (20-30 000). La présentation traditionnelle en Dialypétales, Apétales et Gamopétales réunit des sous-ensembles dont la parenté est parfois incertaine et discutée. Elle doit donc être considérée comme une présentation didactique simple. On tente actuellement à séparer deux lignées primitives, l'une herbacée, l'autre arborescente, les **Paléoherbes** et les **Paléoarbres** qui remontent à l'origine des Angiospermes et sont vraisemblablement antérieures à la distinction des typiques (*eu* = vrai) Dictotylédones/Monocotylédones.



13-20. Proportion relative gamétophyte-sporophyte. Réduction progressive de la phase haploïde dans l'évolution des Embryophytes.



13-21. Schéma récapitulatif des sous-ensembles d'Angiospermes. Situation de quelques grandes familles.



13-22. Essai de construction de l'arbre évolutif des Phanérogames. Innovation de l'Angiospermie dans des groupes primitifs puis radiation des Dicotylédones « vraies » (*Eu*-Dicots) et des Monocots.

14 « Fleur typique » et cas limites : un bilan

Au moment de clore un ouvrage consacré aux plantes à fleurs, il est légitime de s'interroger sur la définition même de la fleur dont on a vu tant de variantes. C'est, en fait, un système reproducteur difficile à définir avec précision. On se réfère souvent, pour le caractère, à une hypothétique « fleur théorique » ou « fleur complète » ou, encore, « fleur typique » ; ce qui souligne bien que le plan d'organisation total n'est pas toujours réalisé. Il est schématisé de façon synthétique sur la figure ci-contre.

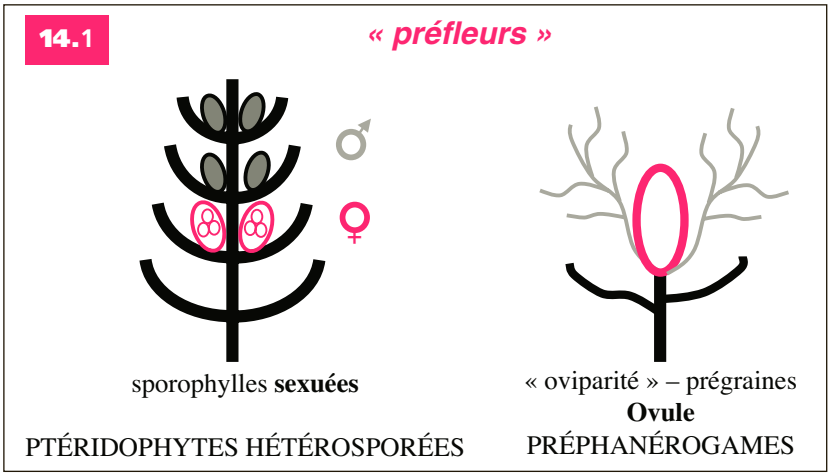
Ce rameau spécialisé dans la reproduction sexuée est le résultat d'une longue évolution commencée avec les Ptéridophytes et poursuivie avec les Préphanérogames (voir Atlas de biologie végétale, tome 1). Il s'est progressivement différencié de l'appareil végétatif. Les sporophylles ont abouti aux étamines et aux carpelles – on dit parfois, par référence à la théorie proposée dès 1790 par Goethe, « se sont métamorphosées » – tandis que des pièces restées stériles formeront un périanthe individualisé. Ces transformations se sont produites par étapes et par plusieurs voies évolutives, comme en témoignent les documents fossiles et la biologie moléculaire ; de sorte qu'il est parfois arbitraire de mettre une limite tranchée entre l'état préfloral et l'état floral. L'ensemble est complexe car il y a **télescopage des phases** gamétophytique et sporophytique, avec **emboîtement des générations**.

Le nom de Phanérogames, par son étymologie (*phanéro* : visible), laisse penser qu'il s'agit d'un système qui attire l'œil comme une affiche ou un vexille. La terminologie scientifique s'accorde ici avec l'exception des fleuristes pour qui une fleur ne saurait être que vivement colorée. Or, en réalité, de très nombreuses espèces ont un périanthe réduit ou absent et des fleurs peu apparentes.

Il est utile, enfin, de préciser des points essentiels concernant la répartition des sexes, leur rencontre et la détermination génétique du programme floral.

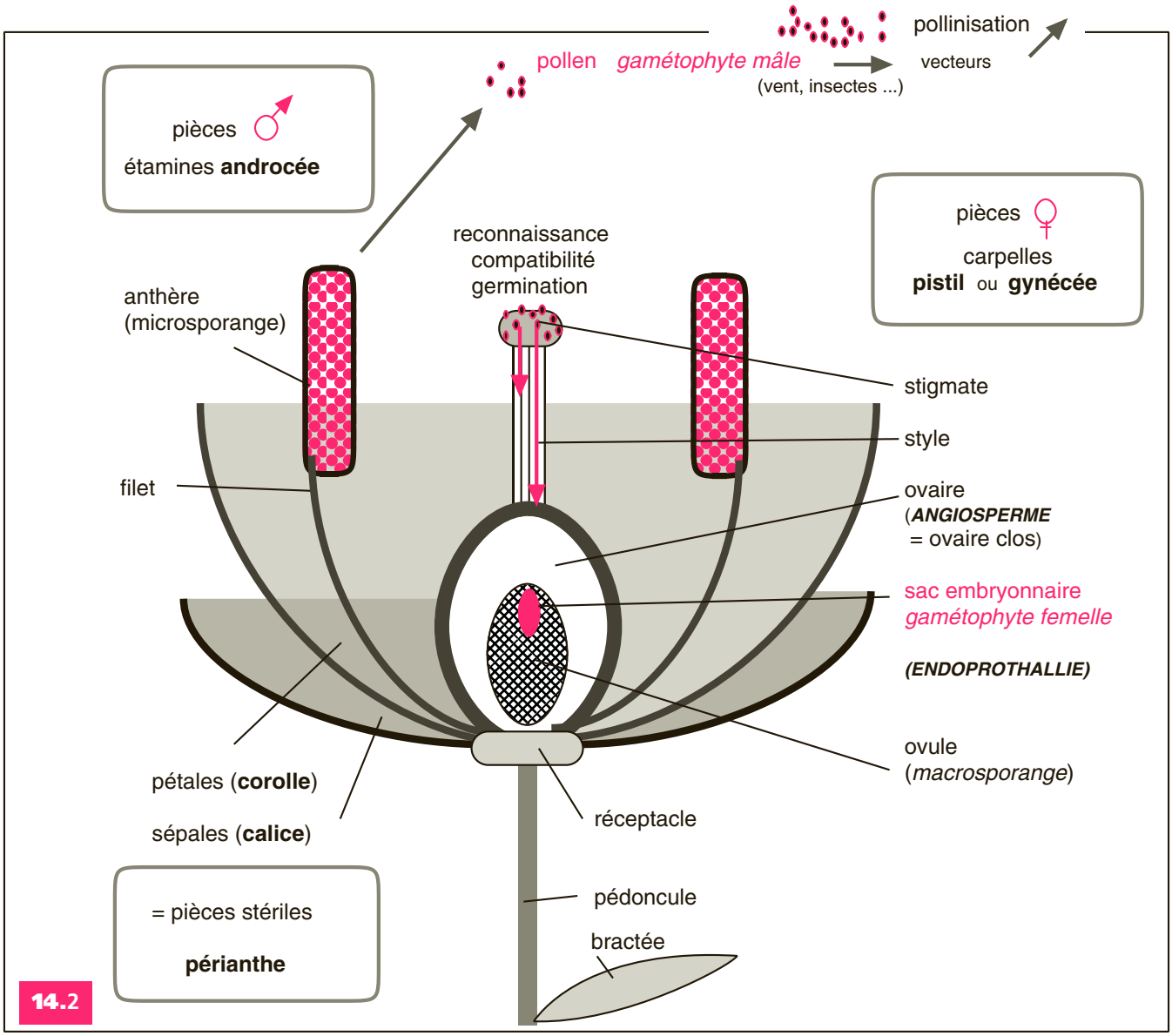
Répartition des sexes

Les pièces reproductrices des deux sexes sont le plus souvent présentes simultanément et la fleur est **hermaphrodite** (plus de 90 % des Angiospermes). Bien qu'il y ait, le plus souvent, bisexualité, il n'y a pas pour autant autofécondation (**autogamie**) mais fécondation croisée (**allogamie,** de *allos* : autre). L'avantage est un brassage génétique à chaque fécondation. Il faut toutefois souligner l'exception importante du point de vue pratique des plantes cultivées qui sont souvent autogames, ce qui permet de réaliser des lignées pures homozygotes (tels les pois de Mendel…), des hybrides et des cultivars sélectionnés. Le blé est l'exemple d'une plante cultivée autogame : la fécondation a lieu dans le bouton avant l'ouverture de la fleur.



14-1. Formes d'évolution vers une structure florale (*cf. Atlas de biologie végétale,* tome 1).

Les mécanismes qui favorisent la fécondation croisée sont la séparation des sexes dans l'espace (Orchidées) ou le temps (fleurs protandres et protogynes, page 80). Notons aussi l'existence du tri génétique (page 102) au moment de la rencontre du pollen et du stigmate et de la



14-2. La « fleur typique ». Schéma synthétique.

Rameau condensé et spécialisé dans la reproduction sexuée, terme d'une suite de transformations commencées avec les **sporophylles** des Ptéridophytes. Elle réunit :

– des ***pièces stériles,*** protectrices et souvent attractives (*signaux* visuels et olfactifs) qui constituent un système **vexillaire** (le *vexille* était l'étendard des armées romaines), sorte « d'enseigne » ou « d'affiche » pour les **animaux** pollinisateurs avec lesquels une *adaptation réciproque* plus ou moins étroite a été progressivement établie (**co-évolution**). Elles donnent donc le caractère **PHANÉROGAME** (*phanéro* : visible) et sont un des principaux **critères de classification** des familles (Dialypétales, Gamopétales…) ;

– des ***pièces fertiles,*** siège de la **méiose** et de production des **spores** (macrospores et microspores) **haploïdes** ; les sporophylles mâles (étamines) et femelles (carpelles) sont souvent simultanément présentes et l'ensemble est alors **hermaphrodite**. Le **gamétophyte femelle** reste inclus dans l'ovule. L'ovaire est refermé autour des ovules, ce qui donne le caractère **ANGIOSPERME** (*angio :* clos). Le **gamétophyte mâle** est dispersé (pollinisation).

traversée du style par le tube pollinique. C'est un intérêt majeur de la structure fermée de l'ovaire. Ainsi, des gènes d'auto-incompatibilité en particulier le complexe génique S (pour *self : reconnaissance du soi et du non-soi*) produisent des protéines qui peuvent inhiber la germination du pollen.
Ainsi, les Angiospermes associent la propriété d'être, dans leur grande majorité, hermaphrodites ce qui fait qu'elles sont capables de produire des fruits et des graines, tout en assurant un brassage génétique à chaque fécondation :

Avantages sélectifs cumulés de la majorité des Angiospermes :
– fécondation croisée favorisée et compatibilité contrôlée . . . . . brassage du génome
– intérêt de l'hermaphrodisme . . . . . tous les individus sont porte-graines

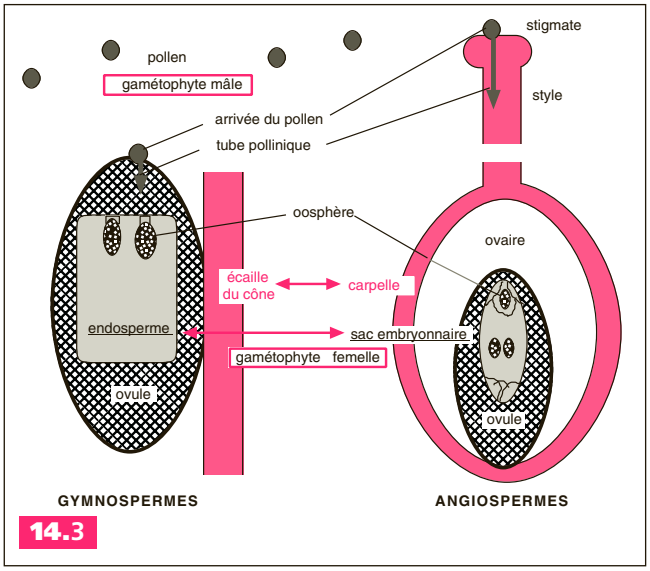
Dans la grande majorité des *animaux*, il y a deux sexes séparés et *la maternité ne concerne que 50 % des individus*. Lorsqu'un seul sexe est présent, on a vu (p. 82) qu'il existe des espèces **dioïques** et des espèces **monoïques**, avec des variantes par exemple la présence de fleurs hermaphrodites juxtaposées à des fleurs unisexuées (fraisier, frêne). La diécie (seulement 4 % des Angiospermes, par exemple : l'oseille, la bryone, le houblon, l'ortie, le kiwi…) est un caractère spécifique : le lychnis fleur-de-coucou est hermaphrodite alors que, voisin et dans la même famille des Caryophyllacées, le compagnon blanc est à sexes séparés ; la diécie est souvent liée à la présence d'une paire de chromosomes sexuels. Le compagnon blanc, par exemple, a un caryotype de 24 chromosomes dont 2 ont une dimension plus grande : ce sont les **hétérochromosomes**. Ces derniers sont identiques dans l'oosphère alors que dans le sporophyte mâle (pollen), ils sont différents et l'on distingue des hétérochromosomes **X** et **Y**. Le compagnon blanc et ses chromosomes sexuels ont suscité la curiosité dès le début du XX^{e} siècle. C'est une espèce pollinisée par un papillon de nuit qui transporte du pollen avec **X** ou **Y**. Il existe des mutants qui ont perdu une partie (*délétion*) du chromosome **Y**. Certains de ces mutants sont hermaphrodites ; il y a donc eu perte d'une fonction inhibitrice du développement des organes femelles. L'hypothèse la plus probable est que le compagnon blanc a évolué à partir d'ancêtres hermaphrodites. Le sexe femelle est *homogamétique* (**XX**) alors que le sexe mâle est *hétérogamétique* (**XY**) – comme chez les Mammifères, dont l'homme. Dans certains cas il y a féminisation ou masculinisation par la balance hormonale. Ainsi, les gibbérellines peuvent orienter vers le sexe mâle et les cytokinines vers le sexe femelle (chanvre, épinard, mercuriale). Des avortements et des émasculations peuvent aussi se produire à la suite de l'infection (*castration parasitaire* du lychnis due à un champignon, *Ustilago*) ou de traitements expérimentaux. Ainsi, en agronomie, on utilise des variétés «*mâle-stérile*», obtenues souvent par des irradiations γ, pour contrôler la pollinisation et les hybridations.

Pollinisation

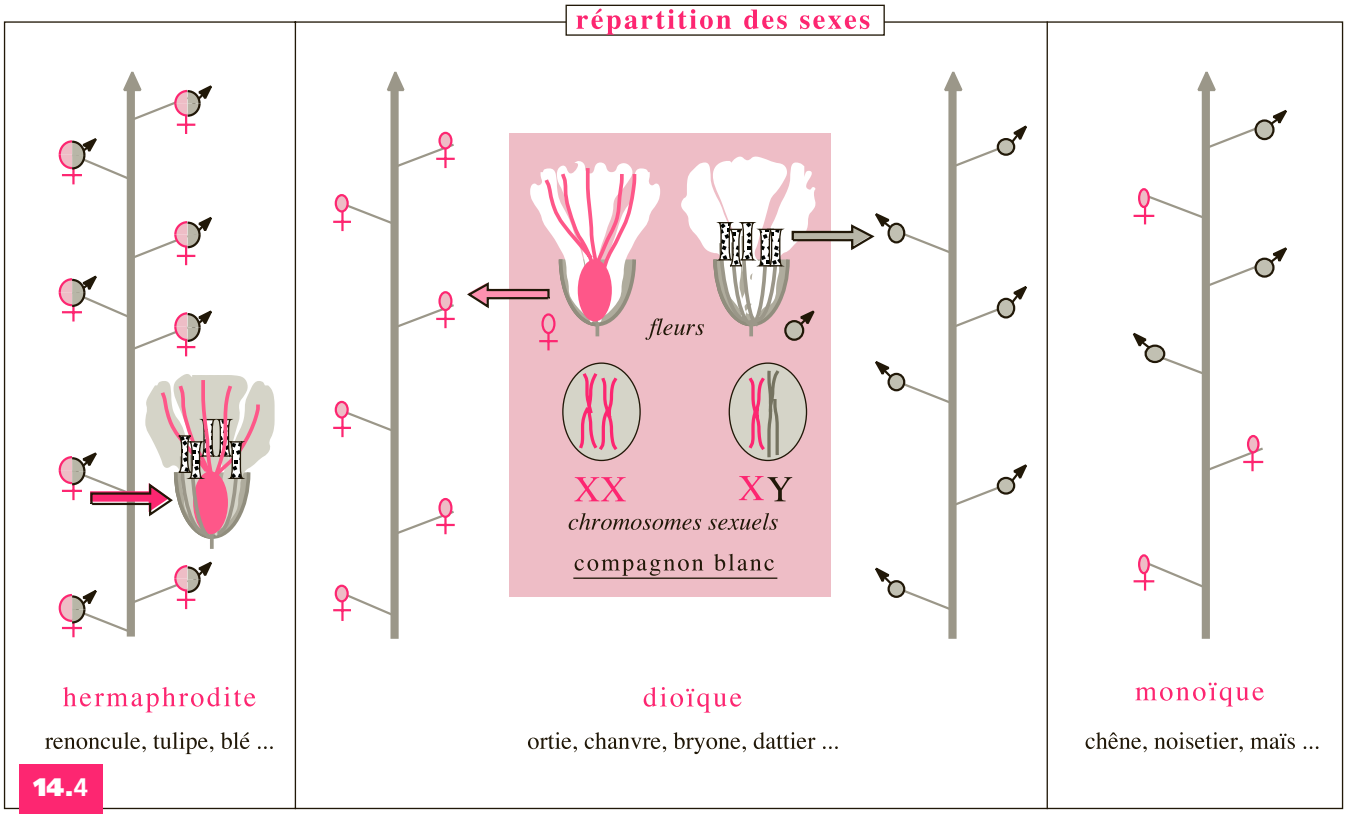
Elle a fortement modelé le plan d'organisation florale de base. Le pollen a une durée de vie et une autonomie limitées : quelques heures à quelques jours ; il doit rapidement atteindre sa cible, le stigmate. Son transport implique l'intervention d'un vecteur qui assure ce déplacement. Ce sont le plus souvent, comme on l'a vu, le vent ou certains animaux. L'efficacité de la pollinisation est améliorée par des adaptations typiques de ces vecteurs.

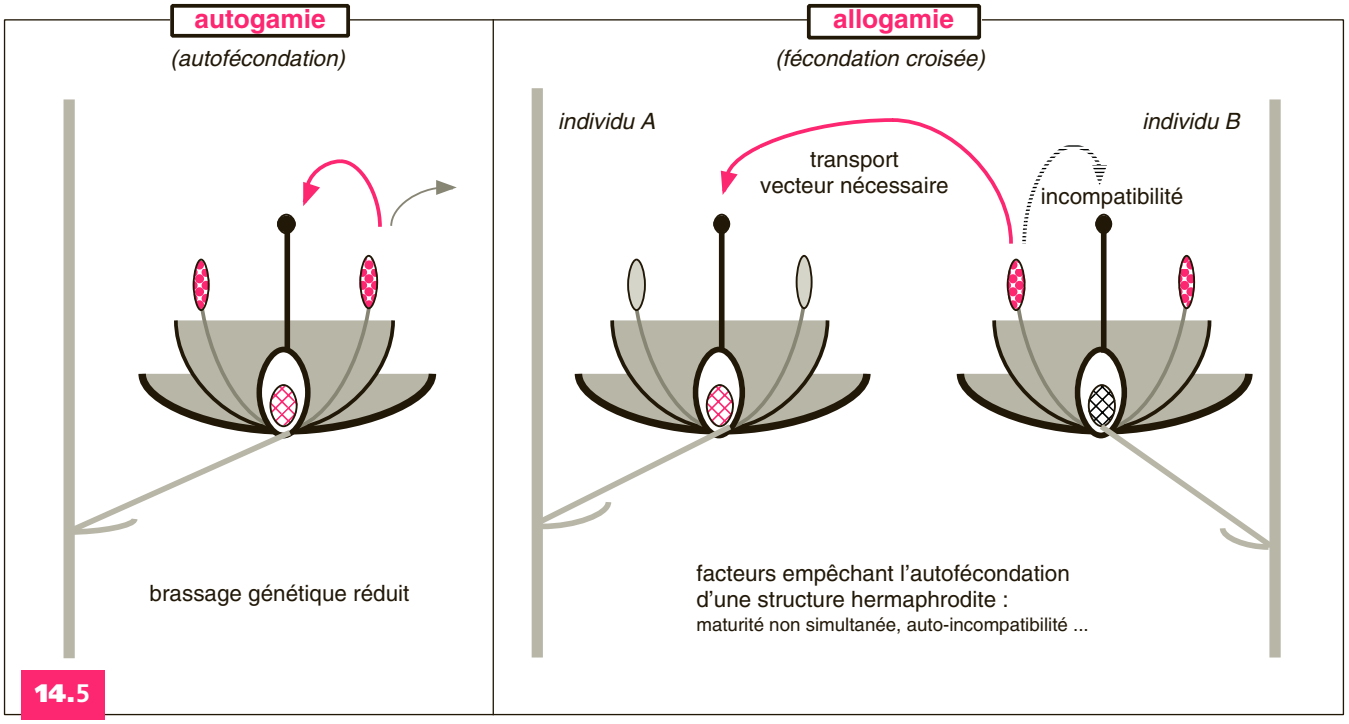
• Dans le cas du vent (**anémophilie**), comme chez les Poacées, les Cypéracées ou la plupart des arbres à chatons, les étamines forment des systèmes oscillants qui permettent la dispersion dans l'atmosphère d'un pollen abondant. Le stigmate présente une large surface papilleuse de réception. Ce mode de transport reste malgré tout aléatoire.

• Dans le cas d'une pollinisation par les animaux, il s'agit d'une adaptation réciproque entre la fleur et le pollinisateur et la sélection naturelle a favorisé une **co-**



14-3. Comparaison de l'accès à l'ovule par le pollen chez les Phanérogames. Gymnospermes (ovule nu avec arrivée directe du pollen) et Angiospermes (ovaire clos avec système de reconnaissance génétique et filtrage du pollen sur le stigmate et dans le style).





14-4 et 14-5. Sexualité des individus chez les Angiospermes.

évolution remarquable entre les partenaires, sur laquelle il est nécessaire d'insister dans ce bilan. Il s'agit en général d'un insecte (**entomophilie**) ou d'un oiseau (**ornithophilie**), cas fréquent dans les régions tropicales. Cette adaptation améliore la précision de la rencontre pollen-stigmate :

– *en ce qui concerne la plante,* la fleur émet des **signaux visuels** (formes, couleurs) et **olfactifs** ; elle produit des **appâts alimentaires** (nectar riche en saccharose) qui tendent à fidéliser le butineur et évitent un mélange d'espèces qui serait inopérant ;

– *en ce qui concerne l'animal,* les transformations portent surtout sur le mode nutritionnel. Une illustration en est fournie par les oiseaux nectarivores comme les colibris ; leur long bec muni d'une langue en gouttière leur permet d'atteindre et de prélever les sécrétions sucrées au fond des corolles. Ils sont, de plus, capables d'un très caractéristique vol sur-place devant la fleur. L'olfaction étant peu développée chez les oiseaux, les fleurs sont peu odorantes ; elles sont souvent rouges, couleur à laquelle l'œil de ces animaux est très sensible (à la différence de celui des abeilles par exemple). Les insectes les plus adaptés à la pollinisation sont les Hyménoptères et les Lépidoptères, dont les pièces buccales sont aptes à atteindre le nectar accumulé au fond des tubes ou éperons des corolles. Les abeilles ont aussi des brosses sur leurs pattes postérieures qui permettent la collecte du pollen en plus de celle du nectar.

Il existe des « fleurs généralistes », comme les renoncules qui sont visitées par des espèces variées ; d'autres sont « spécialisées », en particulier, chez les Gamopétales et les Orchidées. Elles sont adaptées à un petit nombre de partenaires, à la limite à un seul. L'exemple le plus connu est le vanillier. La fleur est donc, pour l'animal, un **leurre** qui l'*attire* et le *retient* suffisamment, pour le charger de pollen ; celui-ci sera transporté sur une autre fleur.

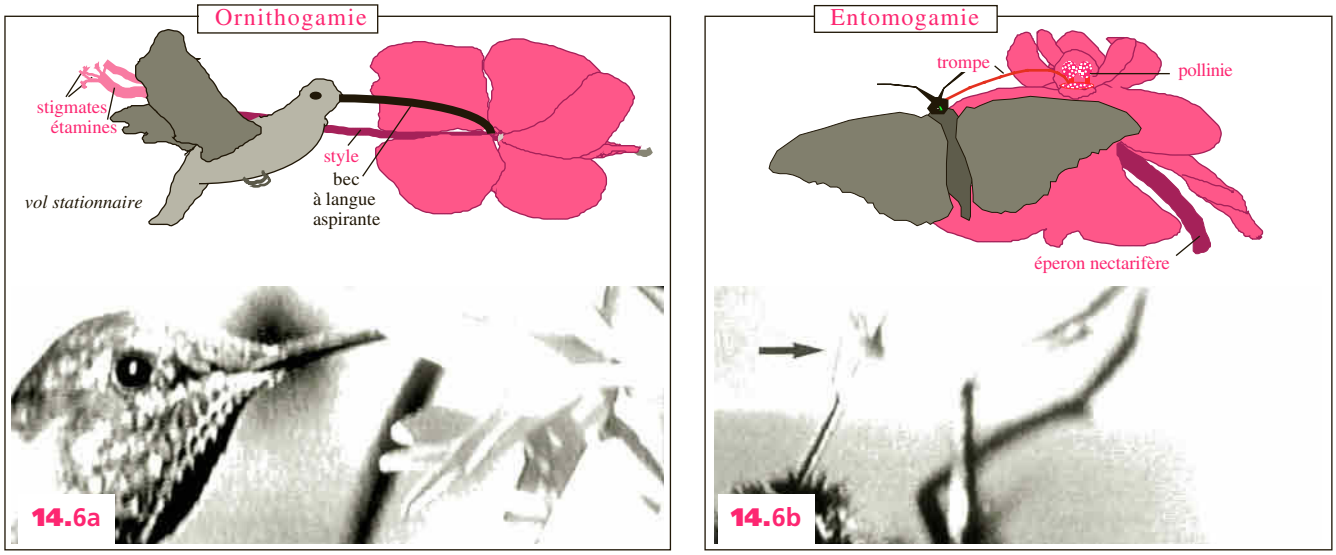
Les insectes butineurs. Les insectes les plus spécialisés pour le transport du pollen et assurer la fécondation croisée sont les Hyménoptères (abeilles) et les Lépidoptères (papillons).

Les **abeilles** récoltent à la fois le nectar et le pollen. Au moyen de leurs pièces buccales formant un appareil lécheur, elles absorbent le nectar dans leur jabot qu'elles régurgitent à la ruche. D'autres ouvrières, les *ventileuses*, concentrent la solution sucrée et transforme en **miel** (on estime qu'un kilo de miel correspond à 800 000 fleurs visitées et qu'une ruche produit 20-30 kg de miel par an). Le comportement des abeilles a été découvert par K. Von Frisch, prix nobel de médecine 1973, qui précise « *volant de fleurs en fleurs, elles transmettent, éleveurs inconscients, le pollen au stigmate, provoquant ainsi la fécondation. Et il en a été ainsi sur la Terre longtemps avant que l'homme ne cueille le premier bouquet* ».

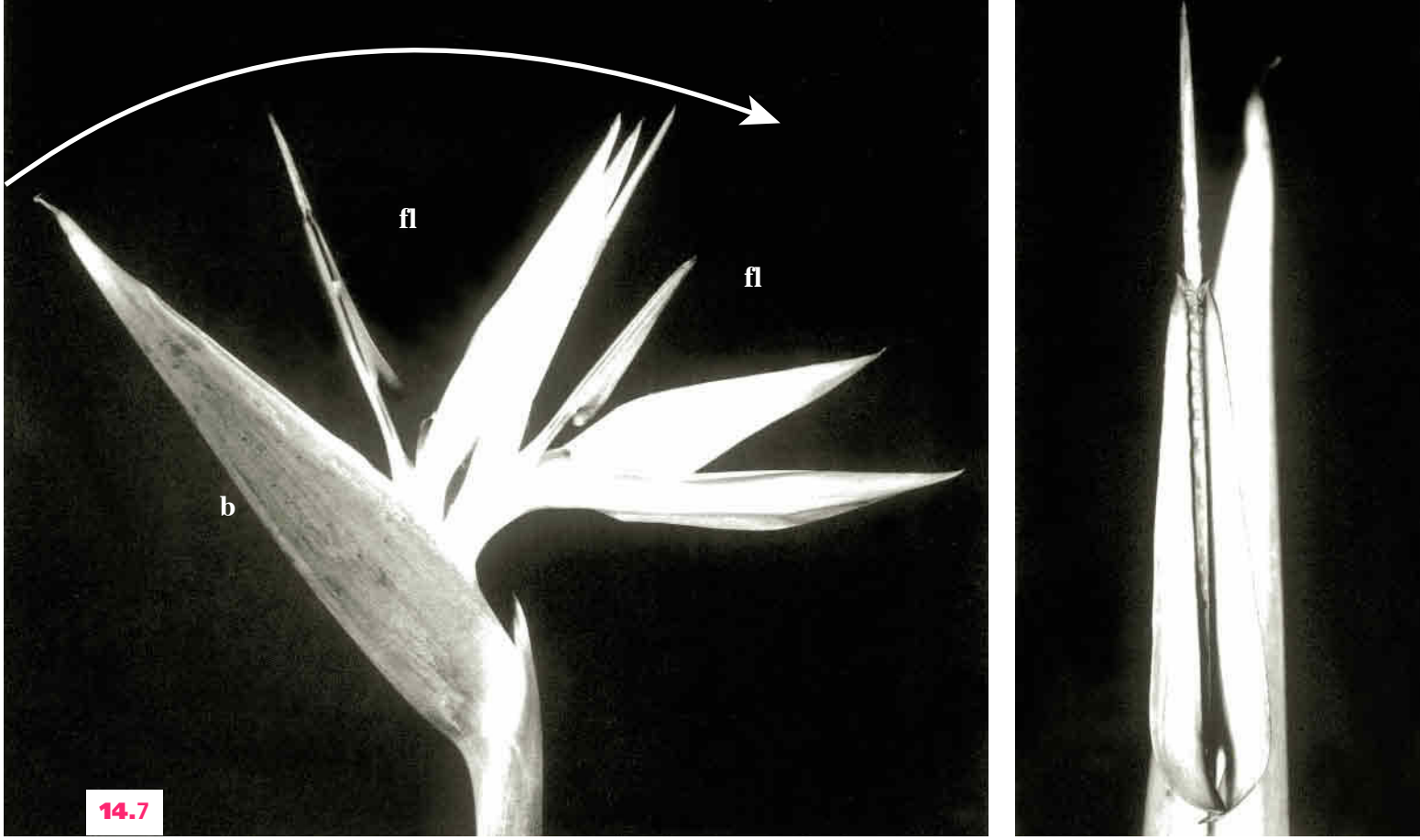
Les papillons aspirent le nectar par une longue trompe formée par les maxilles qui leur permet d'aller au fond des éperons floraux remplis de liquide sucré. Au repos, ils maintiennent cette trompe sous la tête, enroulée en spirale.

Les butineurs sont sensibles aux *pesticides* qui sont déversés en abondance car de nombreuses plantes cultivées, comme le blé, sont autofécondes, ce qui est dommageable pour les espèces à fécondation croisée et oblige parfois à apporter des ruches à proximité de ces cultures.

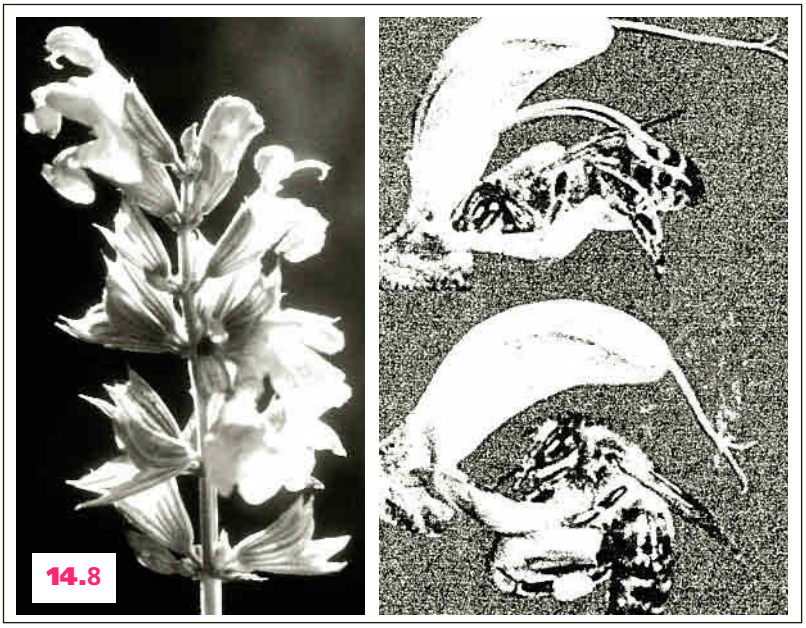
La spécialisation est ici telle qu'ils seraient incapables de vivre sans les fleurs et inversement, exemple typique d'*interdépence* animaux-plantes et coévolution.

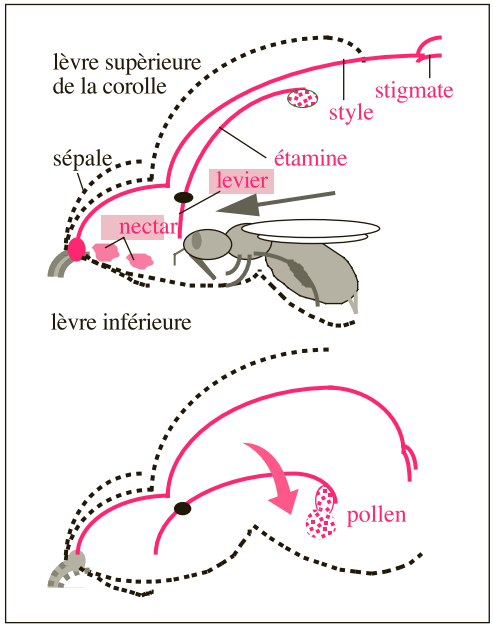


14-6. Coadaptations animal-fleur et pollinisation. a) Oiseau-mouche (colibri) dont le bec plonge dans une corolle d'une fleur d'hibiscus. **b)** Papillon dont la trompe déroulée aspire le nectar de l'éperon d'une fleur d'orchidée (voir annexe 2) et se charge des pollinies (*flèche*).



14-7. Fleur ornithophile. *Strelitzia* ou « oiseau de paradis ». Originaire d'Afrique du Sud, fréquent en hiver chez les fleuristes. Fleurs, **f1**, successives sortant en éventail (flèche) de la bractée, **b** et, à droite, une fleur avec sillon (soudure de 2 pétales enserrant 5 étamines et le long style) où le bec de l'oiseau s'introduit pour prélever l'abondant nectar (clichés U. Neumann).





14-8. Fleur entomophile. Sauge (Labiée). De gauche à droite : inflorescence (flèche : style et stigmate) ; deux positions d'entrée d'une abeille dans la corolle bilabiée et descente du stigmate qui récolte du pollen sur le dos d'un insecte ; schéma du mécanisme de basculement des étamines.

Détermination génétique du programme floral

L'évolution montre, comme il vient d'être rappelé, une séparation progressive entre les territoires végétatifs et floraux. De même, pour une plante donnée, le passage vers le système de reproduction peut montrer des intermédiaires (calice : églantiers, roses, pivoines, hellébores ; formes de transition entre sépales et pétales : nymphéas).

Le passage méristème végétatif-méristème floral est sous l'influence de signaux externes (température, photopériode, page 76) et de facteurs internes. Le contrôle génétique n'a commencé à être analysé que ces dernières années. Il a été ainsi montré que des milliers d'ARN messagers spécifiques apparaissent avec le développement des organes floraux : la fleur est le *résultat de l'activation séquentielle de gènes restés silencieux* pendant la phase végétative (*cf.* page 76).

Certaines espèces sont devenues de bons modèles pour l'étude du programme de développement et l'analyse des mécanismes moléculaires à l'origine de la fleur. Parmi ces modèles, la première place revient à l'*Arabidopsis thaliana*. Petite Brassicacées (le type floral est proche de celui de la capselle, vu page 84) au cycle court (5 à 8 semaines), il est possible d'en cultiver de grandes populations. Son plan d'organisation est bien défini et elle présente le plus petit génome connu chez les Angiospermes (ce génome a été complètement séquencé au cours d'un programme de recherches international) ; des clones variés sont actuellement disponibles. Cette espèce joue en quelque sorte, en biologie moléculaire végétale, le rôle de la drosophile dans le règne animal.

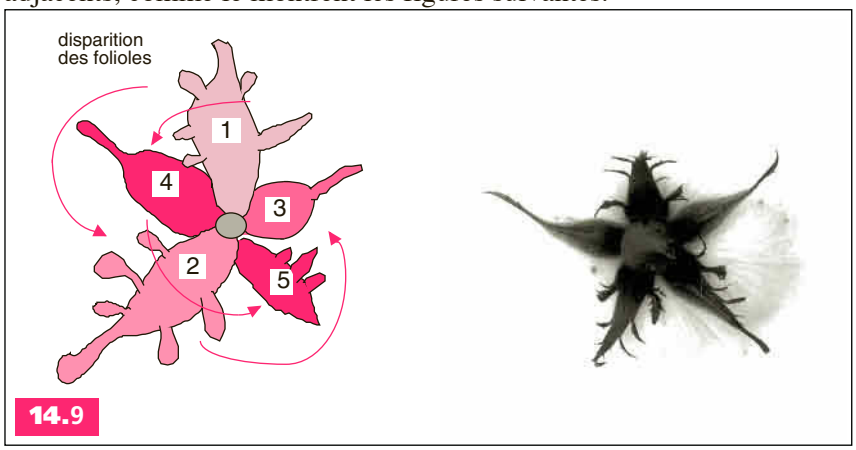
L'étude systématique de mutations naturelles ou provoquées a révélé l'existence de gènes caractéristiques, appelés **gènes homéotiques** ou **homéogènes**. Ils ont été identifiés d'abord par les phénotypes qu'ils commandent ; certains ont pu, ensuite, être localisés dans le génome, clonés et séquencés. Ces gènes sont responsables :

– de l'identité et du développement des ébauches florales ;
– du nombre des organes et de leurs positions réciproques (symétrie) ;
– de la substitution d'un cycle par un autre.

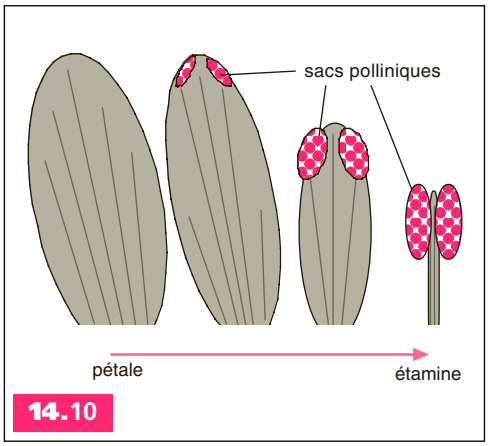
L'horticulture utilise depuis longtemps de telles mutations sous le nom de « *fleurs doubles* » (rosier, camélia…) dans lesquelles les étamines se sont transformées en pétales.

La détermination de l'identité d'un organe, à partir d'une ébauche méristématique indifférenciée, dépend du niveau d'expression de gènes homéotiques sur le verticille donné. Ces gènes entrent en action très tôt pour orienter le devenir du primordium, et agissent dans un ordre défini, ce qui établit le **programme de développement floral**.

Au total, il y aurait ce qui a été appelé, de façon imagée, une « *guerre des verticilles floraux* » (E. Coen et E. Meyerowitz, *Nature*, 1991) se réglant à coups d'expression génique. L'analyse conduit à un modèle de base où 3 homéogènes principaux, appelés A, B, C, spécifient les ébauches, en s'exprimant seuls ou en double dans les cycles adjacents, comme le montrent les figures suivantes.



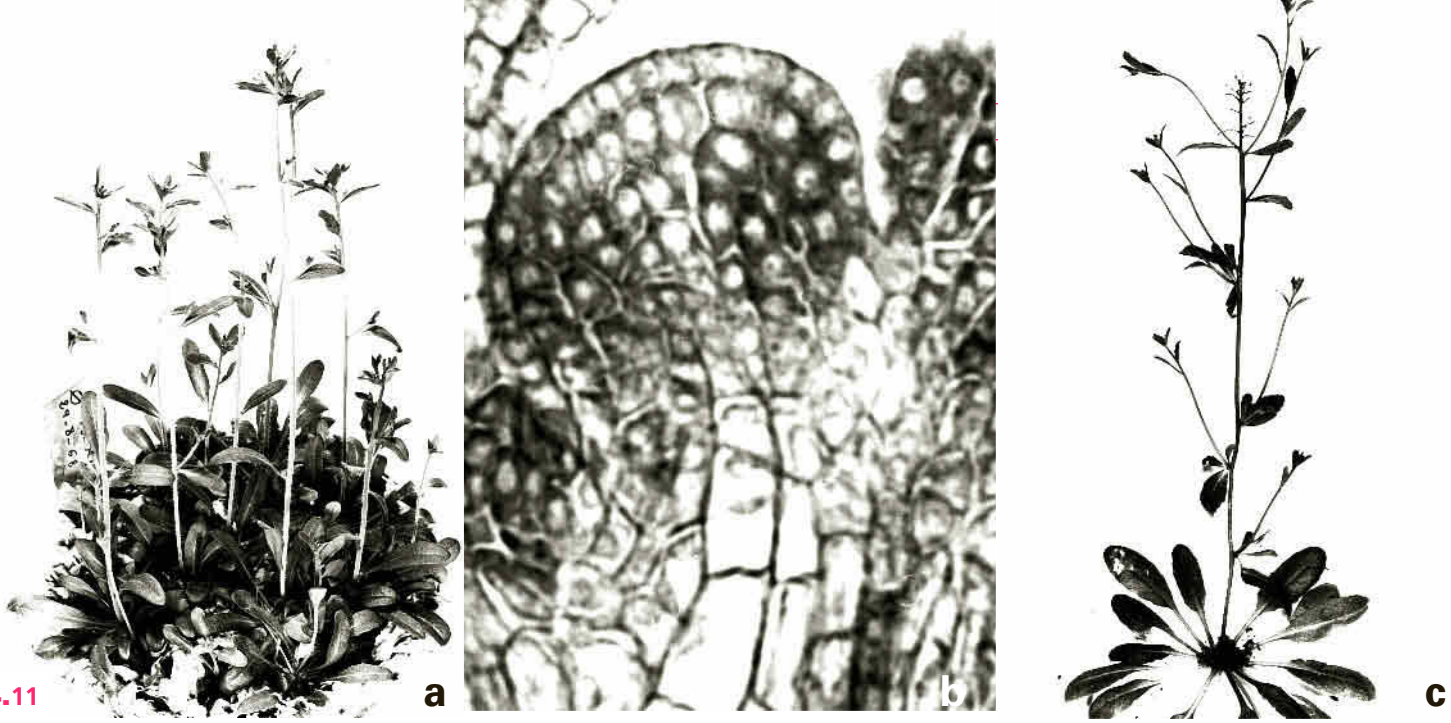
14.9

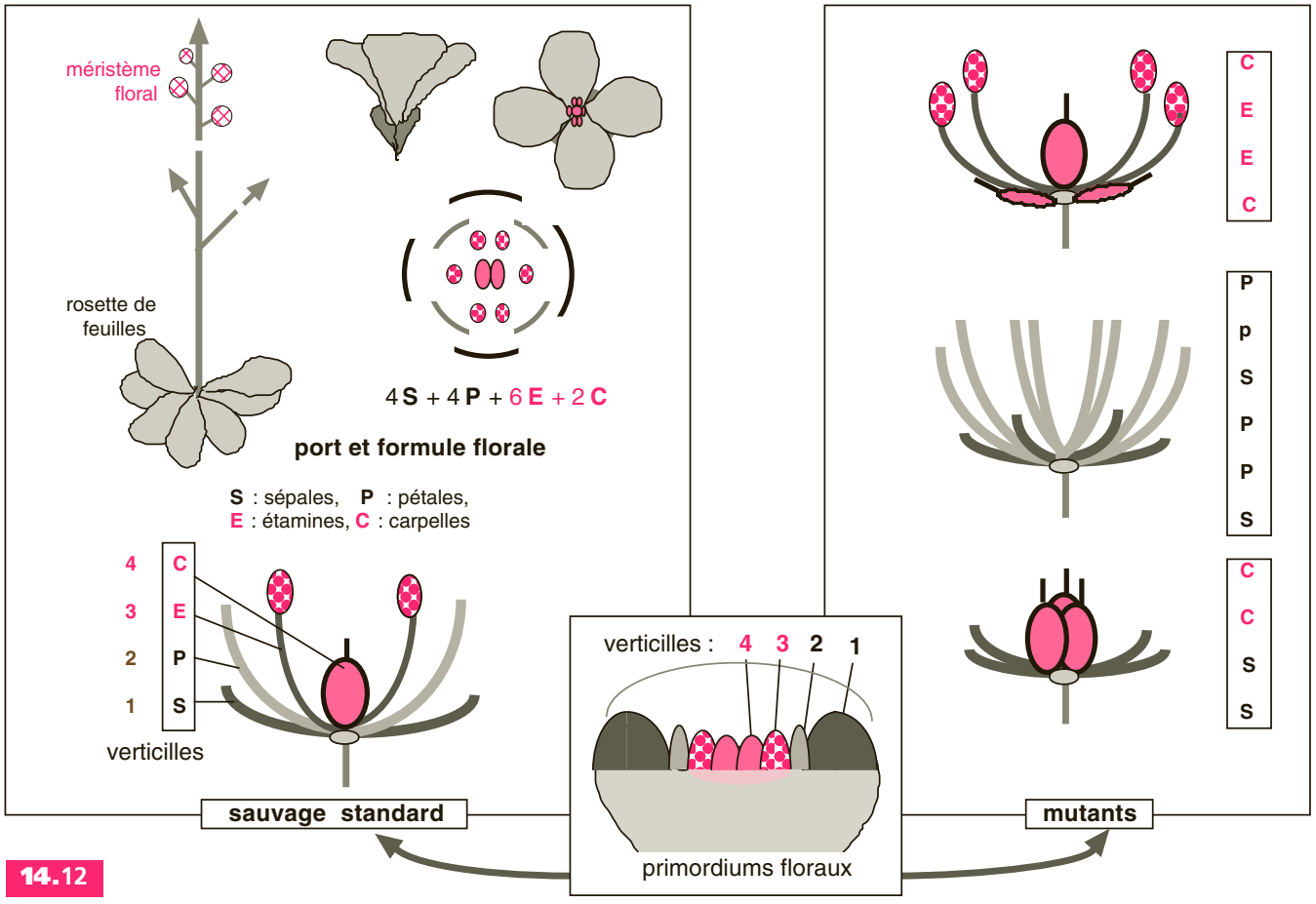


14.10

14-9. Formes de transitions. Calice d'une rose ou d'un églantier : régression progressive de la structure foliaire (feuille composée pennée). Les sépales sont numérotés dans l'ordre de leur formation.

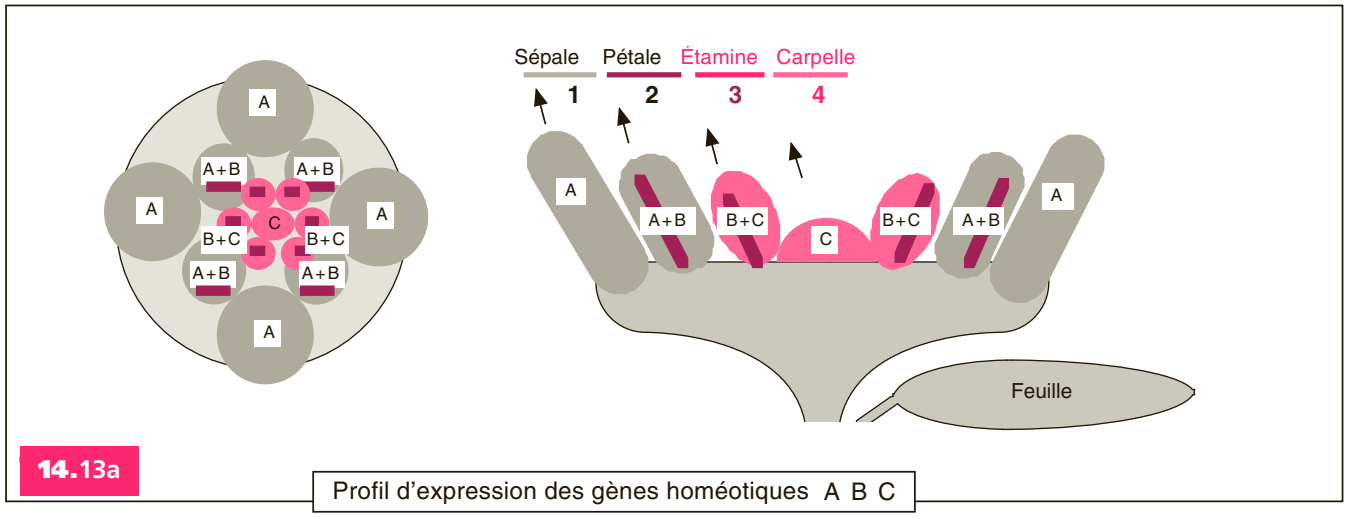
14-10. Intermédiaires entre pétales et étamines chez le nymphéa blanc. Le changement progressif du plan d'organisation étaye l'hypothèse qu'un contrôle génétique (homéogènes) intervient de façon chevauchante dans la spécification de pièces florales contiguës.



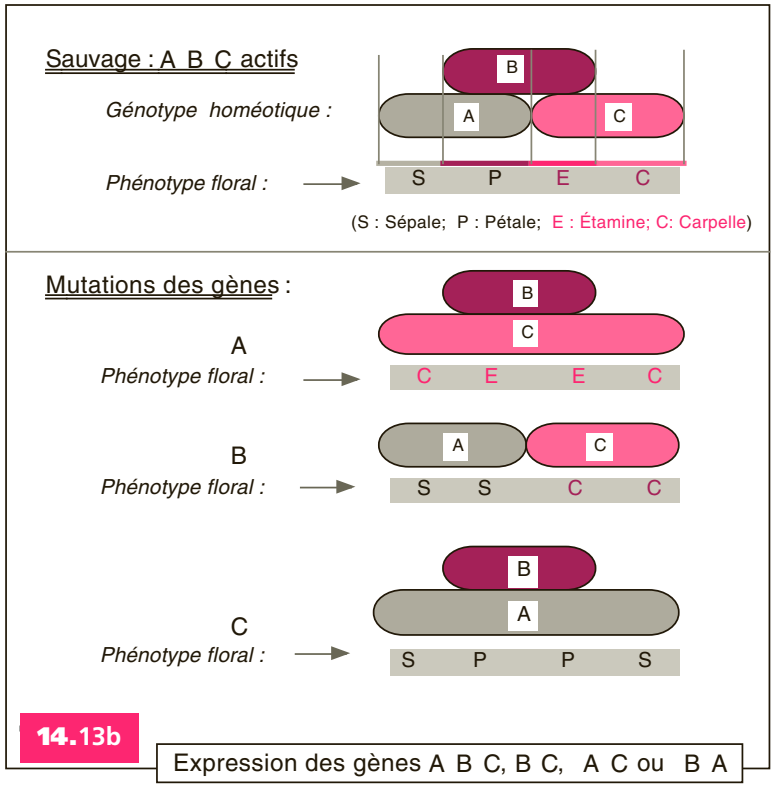


14-11 et 14-12. *Arabidopsis thaliana* : un système modèle pour la biologie moléculaire végétale et la spécification génique de l'identité des organes.

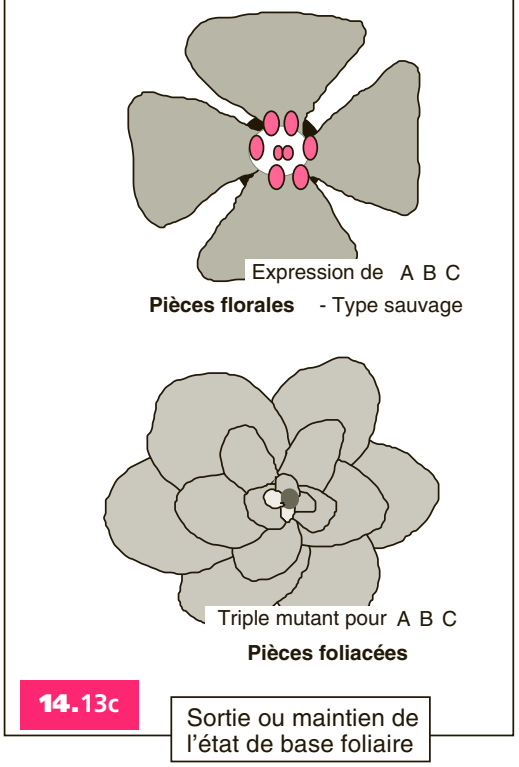
14-11. a) Plantes montant à fleurs. **b)** Coupe du méristème pendant la montaison (formation de la grappe). Les boutons floraux se détachent latéralement. Vert de méthyle-pyronine (× 400). **c)** Plant épanoui (grandeur nature) (clichés C. Besnard). – **14-12.** À gauche, fleur de la plante sauvage standard formée à partir des 4 cycles de primordiums. À droite, exemples de mutations avec remplacement d'un cycle de pièces florales par un autre.



14.13a Profil d'expression des gènes homéotiques A B C



14.13b Expression des gènes A B C, B C, A C ou B A

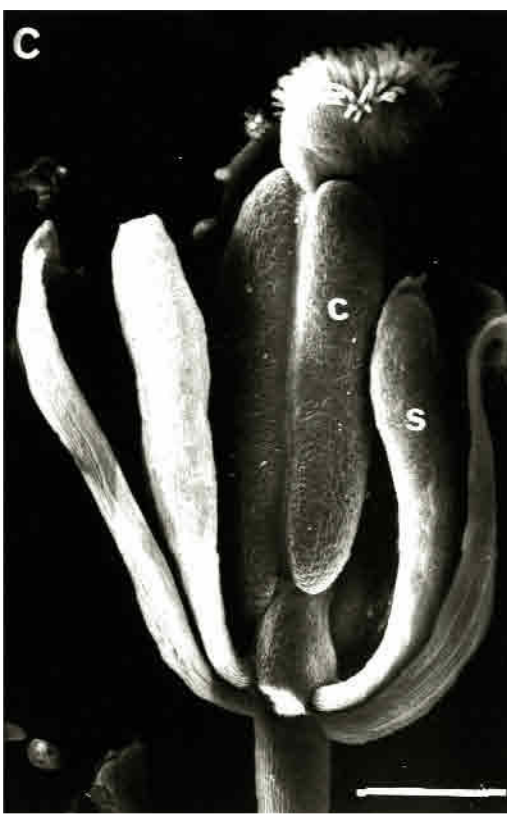


14.13c Sortie ou maintien de l'état de base foliaire

14-13. Spécification des pièces florales : Sépales, Pétales, Étamines et Carpelles par 3 classes de gènes homéotiques A, B et C. Modèle *Arabidopsis*. (Brassicassées)

a) L'identité des organes est déterminé à partir des ébauches méristématiques par une séquence d'activation des gènes **A**, puis **B**, puis **C** codants pour des protéines de régulation de la différenciation. **b)** Séquence d'activation des gènes **A, B, C** déterminant l'organisation de la fleur standard (sauvage). **A** seul détermine le développement des Sépales ; **A** et **B** en commun, celui des Pétales ; **B** et **C**, celui des Étamines ; **C** seul, celui des Carpelles. Au-dessous effet d'une mutation de **A, B** ou **C**, et conséquence sur l'organisation de la fleur. **c)** Fleur standard d'un individu sauvage où fonctionnent les gènes **A, B** et **C** ; effet d'une triple mutation des gènes **A, B** et **C** : les « fleurs » ont des pièces toutes d'aspect foliaire.

14-14 et 14-15. Exemple d'une mutation d'un gène homéotique contrôlant l'expression florale chez *Arabidopsis*. Le mutant LEAFY (LFY) (d'après E. Schultz et G. Haughn).
14-14. Inflorescence sauvage (à gauche) et mutée (à droite) (× 2)
14-15. Détails du mutant (le trait = 1 mm).
A. Partie d'inflorescence (**b,** bractée ; **f,** fleurs modifiées).
B. Inflorescence en développement. (**b,** bractée ; **e,** pédoncule ; **f,** bourgeon ; **s,** sépale ; **sc,** intermédiaire sépale-carpelle).
C. Fleur composée uniquement de sépales, **s,** et de carpelles, **c** (B et C = microscopie électronique à balayage).

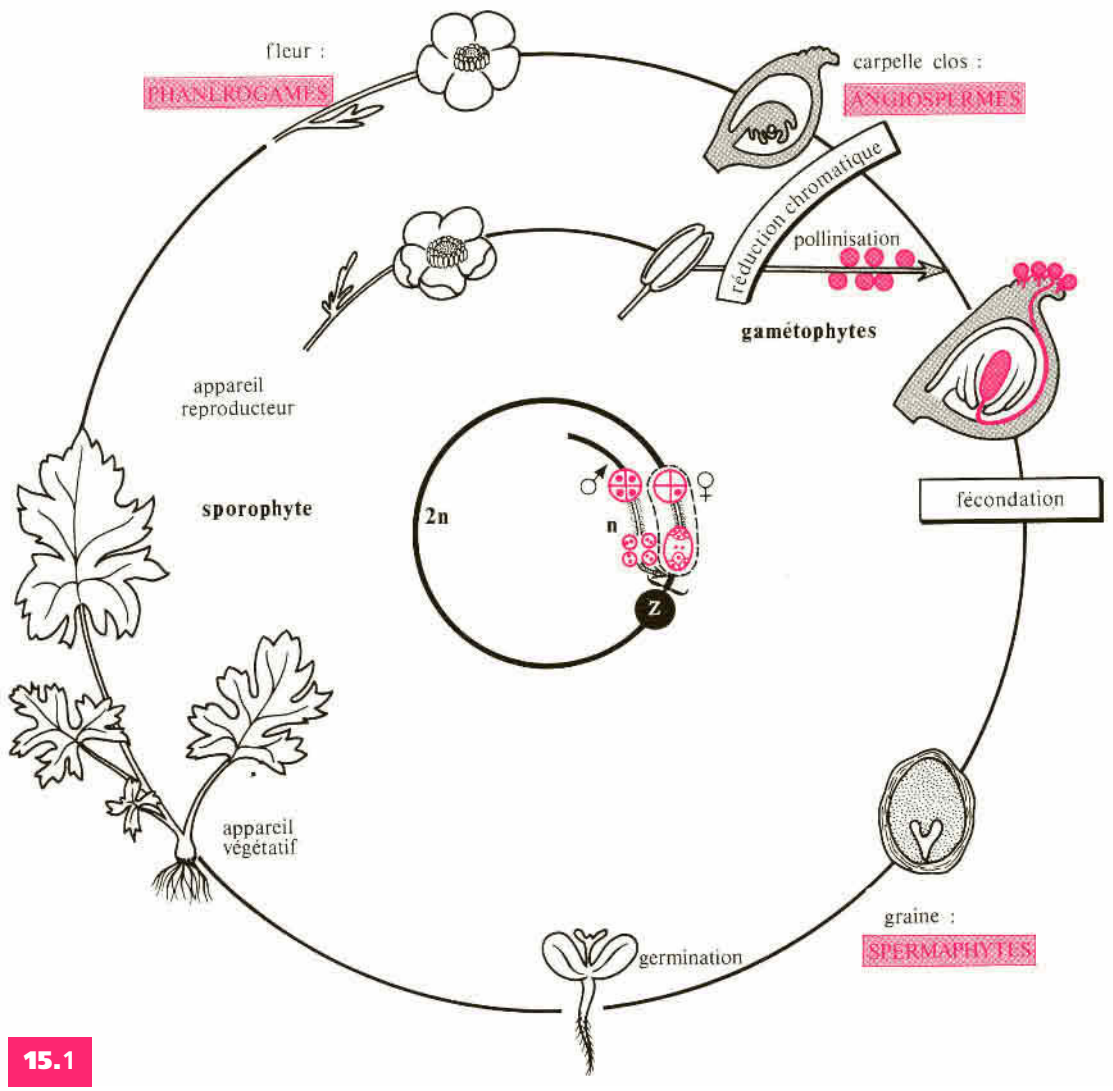


15 Conclusion : cycle de développement

La vie d'une **plante à fleurs** est donc un ensemble de processus continus et périodiques. De génération en génération, à partir d'une graine, se répètent germination, croissance de l'appareil végétatif, mise à fleur, fructification…

Malgré les diversités morphologiques constatées, un des faits essentiels du développement est l'addition d'unités successives de façon indéfinie : l'individu végétal apparaît comme en permanente construction, adapté au rythme de l'environnement.

Le cycle de vie d'une Angiosperme apparaît comme l'aboutissement d'une longue évolution ébauchée par les **plantes sans fleurs** (voir Atlas de biologie végétale, tome 1, et particulièrement les Ptéridophytes). Il est caractérisé par la dominance du sporophyte (2n) alors que les gamétophytes (n), mâle (contenu du grain de pollen) et femelle (sac embryonnaire), sont devenus microscopiques.

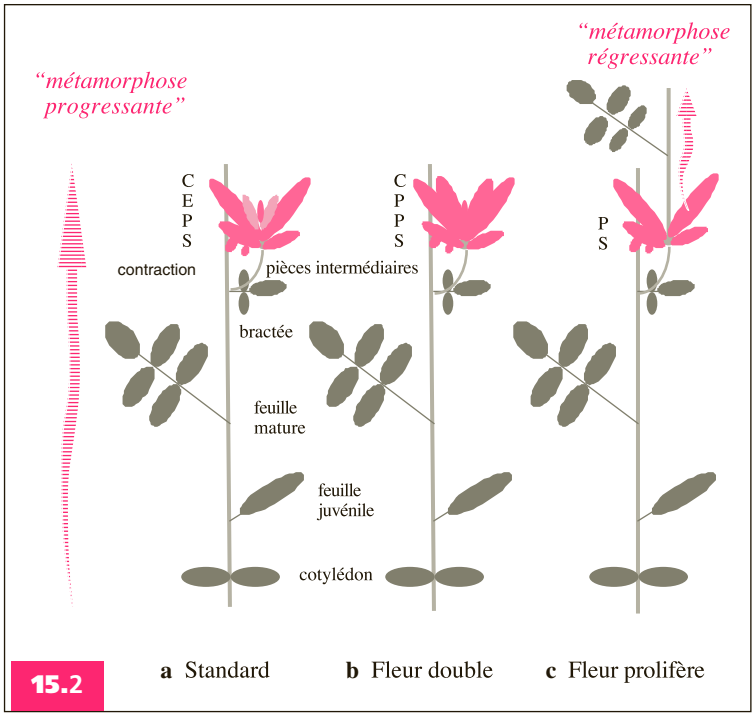


15.1

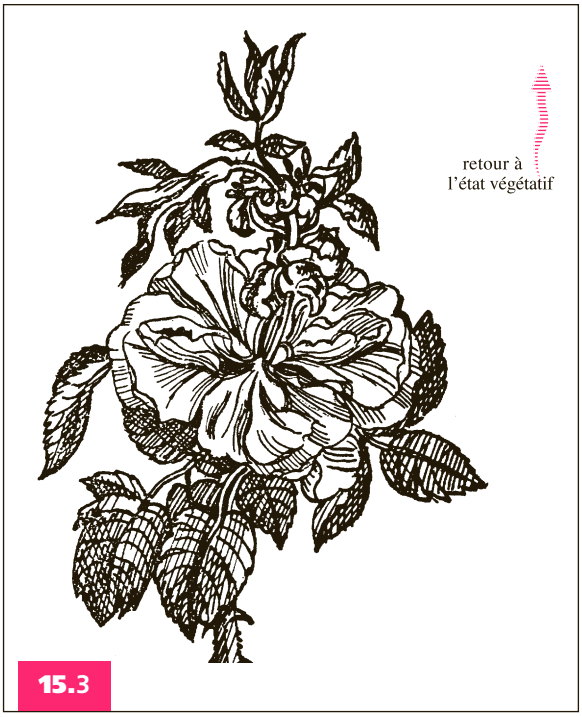
15-1. Alternance de phases avec extrême réduction mais persistance de l'haplophase.

Diversité et unité du plan d'organisation. Théorie de la métamorphose

Malgré la grande diversité d'aspect des Angiospermes, leur plan d'organisation peut être ramené à un nombre limité d'organes dont le phénotype varie avec l'espèce et l'environnement. La biologie moléculaire, ces dernières années, a révélé que les feuilles se déterminent en pièces périanthaires ou sexuées sous le contrôle de gènes restés silencieux jusqu'à l'évocation florale. Ces résultats tendent à rendre caduques les conceptions traditionnelles qui distinguaient appareil végétatif et appareil reproducteur, à partir de leur ontogénie. On rejoint, ainsi, les anciens naturalistes qui insistaient sur les analogies de structure, l'existence de formes intermédiaires et sur l'intervertion possible des pièces (fleur double où pétales se substituent aux étamines : rose, œillet, pivoine…).
Goethe (davantage célèbre pour son œuvre littéraire que scientifique, à laquelle pourtant il attachait une particulière importance), par l'observation et beaucoup d'intuition, posait comme hypothèse (*La métamorphose des plantes,* 1790) que « dans ce que nous appelons ordinairement la feuille, se dissimule un véritable Prothée qui peut se révéler dans toutes ses formes ». Ce Prothée caché, un biologiste actuel l'appellerait, sans doute et moins poétiquement, expression séquentielle des gènes de développement.
L. Plantefol (*L'ontogénie de la fleur,* 1949) qui, pourtant, émettait des réserves à cause du manque de preuves expérimentales, résumait l'importance de cette conception. « Du génie de Goethe est né la théorie de la métamorphose. Tout oppose les fleurs aux organes végétatifs des plantes : couleur, forme variée à l'infini, épanouissement brusque et durée éphémère, qui font de la floraison une crise brève, antithèse de la continuité de la végétation… C'était donc l'idée grandiose que tracer une ligne ininterrompue des cotylédons à la feuille verte, aux bractées, aux sépales, aux pétales, aux étamines, aux carpelles. Métamorphose aux stades multiples où le même appareil se fait nourricier de la plante, protecteur des parties fragiles, affiche attirant les insectes, producteur de pollen, créateur de germes nouveaux en un organe qui s'épaissit comme une matrice animale. »



15.2



15.3

15-2. Métamorphose des feuilles. a) Situation la plus fréquente. L'organe type, foliaire, se manifeste de façons variées (*métamorphose progressante*) ; **b)** Fleur double. Production de pétales aux lieux et places des étamines ; **c)** Fleur prolifère. Le centre de la fleur fait retour au stade végétatif (*métamorphose régressante*).

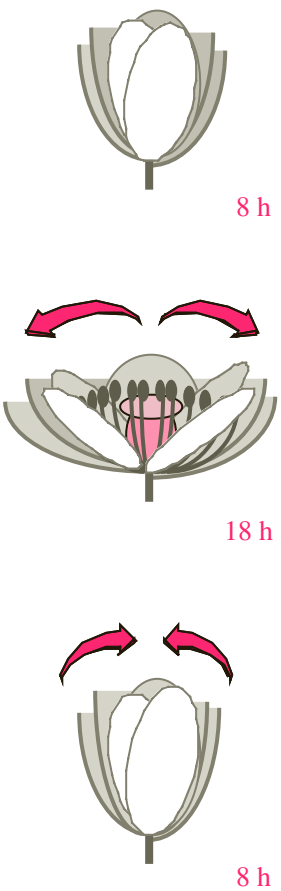
15-3. Une rose prolifère. D'après une aquarelle de Goethe.

Dynamique de l'ouverture des fleurs. Horloge de fleurs

L'ouverture et la fermeture des pièces florales sont des exemples de la dynamique des plantes. Ils font partie des mouvements de **nastie** déclenchés par différents facteurs endogènes et exogènes (ici, le plus souvent, la lumière et/ou la température). L'épanouissement est dû principalement à des vitesses de croissance différentes des cellules, des faces internes et externes, des pièces du périanthe.

Ces mouvements floraux ne sont pas simultanés chez toutes les espèces. Le nymphéa blanc, *Nymphea alba,* et la belle-de-nuit, *Mirabilis jalapa*, s'épanouissent le soir et se ferment à l'aube. Le mouron rouge, *Anagallis arvensis,* et la petite centaurée, *Erythraea centaurium*, s'ouvrent à 8 h et se ferment respectivement vers 16 h et 18 h. La précision (relative…) de ces mouvements a permis à Linné d'établir sa célèbre « horloge de fleurs » souvent reproduite, avec des variantes, dans les parcs et jardins.

15.4



15.5

15-4. Horloge de fleurs de Linné, 1745.
15-5. Ouverture (soir) et fermeture (matin) des fleurs de nymphéa.

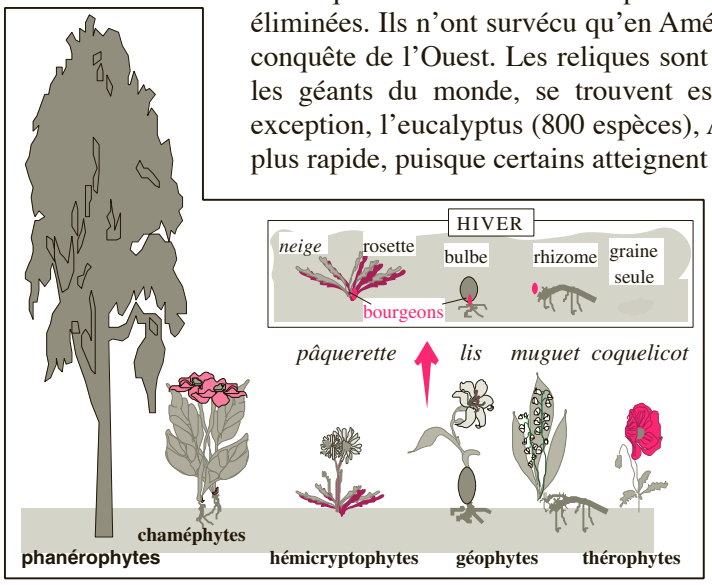
Les types biologiques des végétaux

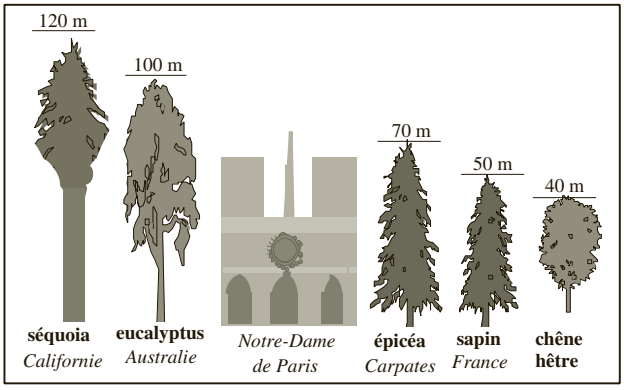
Les arbres sont des *phanérophytes* (de *phaneros* = visible) déjà abondants dès l'ère primaire (imposante forêt du carbonifère). Le type arborescent prospère surtout en climat chaud et humide relativement uniforme (forêts équatoriales) ; il est absent en altitude, car la saison favorable à la croissance est trop courte. La limite supérieure des arbres se trouve à ≈ 2000 mètres dans les Alpes (voir fig. 13-2). En climat tempéré, certaines espèces arborescentes ont acquis la capacité de résister à l'hiver : 1) soit en perdant leurs feuilles (abscission), 2) soit en différenciant des feuilles xérophytiques (surface réduite, cuticule épaisse, stomates protégés : chêne vert, houx, conifères…). D'autres types biologiques sont adaptés au froid de façons différentes : plantes basses qui hivernent près ou dans le sol. Les *chaméphytes* (de *chamaï* = près de la terre) sont de petits arbustes ; les *hémicryptophytes* (de *hémi* = à moitié et *cryptos* = caché) survivent sous forme de rosettes de feuilles avec bourgeons au ras du sol ; les *géophytes* (de *gê* = terre) ont des organes souterrains variés pérennants (bulbes, rhizomes…). Enfin, les plantes annuelles ou *thérophytes* (de *théros* = été) sont herbacées et survivent uniquement par leurs graines.

Les *arbres* sont des organismes de grandes tailles qui défient le temps. Parmi les records de longévité, on note :
– le pin à cônes épineux des montagnes rocheuses (*bristlecone*), de ≈ 5000 ans ;
– les séquoias géants qui dépassent 4 000 ans ;
– les ifs et les cyprès qui atteignent 3 000 ans ;
– les oliviers, les tilleuls, les châtaigniers qui peuvent dépasser un millénaire.

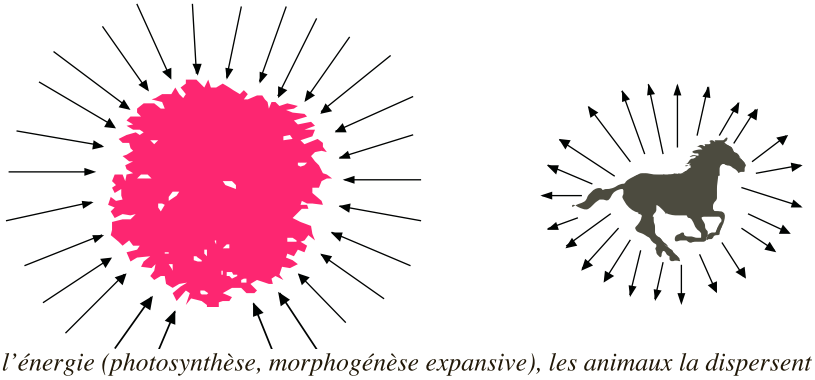
Les arbres qui dominent par leur taille la forêt mondiale, sont les séquoias et les eucalyptus.

Les séquoias existaient en Europe avant les glaciations qui les ont repoussées vers le Sud, puis éliminées. Ils n'ont survécu qu'en Amérique du Nord où l'exploitation les a décimée lors de la conquête de l'Ouest. Les reliques sont aujourd'hui protégées dans des parcs nationaux. Parmi les géants du monde, se trouvent essentiellement des Conifères (épicéas, sapins…). Une exception, l'eucalyptus (800 espèces), Angiosperme originaire d'Australie ; sa croissance est la plus rapide, puisque certains atteignent 10 mètres en une seule année.





À gauche : types biologiques en climat tempéré et classification selon le passage de l'hiver ; *à droite*, les géants.



Les plantes concentrent l'énergie (photosynthèse, morphogénèse expansive), les animaux la dispersent (modifié de F. Hallé) .

Amorce bibliographique

Précis généraux et documents de base

M. Blamey et C. Grey-Wilson. *La flore d'Europe occidentale,* Flammarion, Paris, 2003.

J.-L. Bonnemain et C. Dumas. *La biologie végétale*. Que sais-je ? PUF, Paris, 1998.

R. Buvat. *Ontogeny, cell differenciation and structure of vascular plants*. Springer International, Amsterdam, 1988.

M. Bournerias et C. Bock. *Le génie des végétaux*. Belin, Paris, 2006.

H. Camefort. *Morphologie des végétaux vasculaires. Cytologie, anatomie, adaptations*. — H. Camefort et H. Boué. *Reproduction et biologie des principaux groupes végétaux. Les Cormophytes ou Archégoniates*. Doin, Paris, 1998 et 1994.

M. Chadefaud et L. Emberger. *Traité de Botanique Systématique*. *Tome II. Les végétaux vasculaires*. Masson, Paris, 1960.

G. Cusset. Botanique, *Les Embryophytes*. Masson, Paris, 1996.

K. Esau. *Anatomy of seed plants*. Wiley and Sons, New York, 2e éd. 1977. — *The phloem*. Gelerüder Borntraëger, Berlin, 1969.

Goethe. *La métamorphose des plantes*. Triades, Paris, 1975. (Réédition et traduction de l'original de 1790).

F. Hallé. *Éloge de la plante*. Point, Paris, 2004.

C. Hartmann, C. Joseph et B. Millet. Biologie et physiologie de la plante. *Âge chronologique, âge physiologique et activités rythmiques*. Nathan, Paris, 1998.

R. Heller, R. Esnault et C. Lance. *Physiologie Végétale, tome 2. Développement*. Dunod, Paris, 2004.

WS. Judd, SS. Cempbell, Y. Kellog, R. Stevens, *Botanique systématique*, De Bœck, Bruxelles, 2002.

L. Luttge, M. Kluge et G. Bauer. *Botanique*. Lavoisier Tec. et Doc., Paris, 2001.

P. Mazliak (sous la direction de). *Physiologie végétale, tome II. Croissance et développement*. Hermann, Paris, 1998.

F. Moreau. *Botanique*. Encyclopédie de la Pléiade, Gallimard, Paris, 1960.

P. Pesson et J. Louveaux. *Pollinisation et productions végétales*. INRA, Paris, 1984.

A. Raynal-Roques. *La botanique redécouverte*. INRA Belin, Paris, 1999.

D. Robert et J.C. Roland. *Biologie Végétale. Tome 1 : Organisation cellulaire*. Doin, Paris, 1998.

D. Robert et A.M. Catesson. *Biologie Végétale. Tome 2. Organisation végétative*. Doin, Paris, 2e édition, 2000.

D. Robert, C. Dumas et C. Bajon. *Biologie Végétale. Tome 3. Reproduction*. Doin, Paris, 1998.

Documents, dossiers, mises au point et quelques articles

De la graine à la plante. Dossier *Pour la Science*, janvier 2000.

Dictionnaire de la botanique. *Encyclopaedia Universalis*. Albin Michel, 1999.

Hong Ma. To be, or not to be, a flower – Control of floral meristem indentity. *Trends in genetic,* **14**, 1, 26-32, 1998.

A. Le Thomas. L'origine des plantes à fleurs. Dossier *Pour la Science* : l'évolution, 1997.

G. Sallé, C. Tuquet et A. Raynal-Roques. Biologie des Phanérogames parasites. *C. R. Soc. Biol.,* **192**, 9-36, 1998.

Revues de mise au point

En français : *Biofutur, La Recherche, Pour la Science*.

En anglais et plus spécialisées : *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, Botanical Review, Current Opinion in Plant Biology, Trends in Plant Science…*

Revues de biologie végétale

Annals of Botany, American J. of Botany, Canadian J. of Botany, Plant Cell, Plant Physiology and Biochemistry, Planta, Protoplasma.

Techniques utilisées

Pour les protocoles, se référer à l'*Atlas de Biologie Cellulaire*, 6e édition, Dunod, Paris, 2007.

Origines des photographies

Sauf indication contraire (mentionnée dans les légendes), l'illustration photographique correspond à des documents originaux des auteurs, de l'Université Pierre et Marie Curie, ou de l'Université Paris Diderot.

Index

A

actinomorphe 82
albumen 104
aleurone 108
allogamie 128
Aloes 72
Althéa 73
amande 112
amyloplaste 16
Ananas 113
androcée 80
anémophile 122
angiosperme 74
anneau initial 32
anthère 86
antipode 98
apétale 124
apex 6
Arabidopsis thaliana 78
archéspore 98
Aristoloche 54, 82
Arum 72
assise pilifère 6
Aune 30
autogamie 128
avoine 121

B

baie 112
Ballote 53
Balsamine 110
Bananier 121
Betterave 46
Blé 72
Blechnum 71
bois 60
bois hétéroxylé 60
bois homoxylé 60
bourgeon axillaire 26, 34
bourgeon terminal 26
Bryone 48, 52
Bryophytes 70

C

cal 52
calice 80
callose 52
cambium libéroligneux 58
Capselle 77
capsule 110
Carotte 37
carpelle 80
caryopse 122
Céleri 46
cellule compagne 52
cellule criblée 50
cellule stomatique 42
centre quiescent 6
cératophylle 72
Châtaignier 72
Chêne 30, 60, 65
chloroplaste 40
chromoplaste 42
Chrysanthème des moissons 32, 77
cire 44
Citronnier 73
Clématite 94
Cognassier du Japon 73
coiffe 6
collenchyme 38, 46
collocyte 47
compagnon blanc 94
cône femelle 73
cône mâle 73
corolle 80
cortex 6
cotylédon 104
Courge 54
cryptogame 70
cuticule 44
cutine 44
Cycas 71
cylindre central 6
Cyprès 73

D

déhiscent 110
dialypétale 124
Dicotylédones 24
dioïque 82
diplophase 70
drupe 112

E

Églantier 73
embryogenèse 104
endoderme 18
entomophilie 132
Épicéa 115
épicotyle 104
Épillet 121
Épilobe 110
épis 121
étamine 77, 86

F

faisceau cribrovasculaire 24
fécondation 70
feuille 26
fibre 48
filet 86
fleur 74
follicule 110
Fraise 73, 113
Framboise 113
fronde 71
fruit 110
funicule 100

G

galle 30
gemmule 104
Gentiane 94
Géranium 99
Giroflée 110
Glaïeul 121
gousse 110
graine 110
Gymnospermes 24

H

haplophase 70
Hellébore 71, 87
hermaphrodite 128
Hêtre 65
Hibiscus 132
Houx 72
hypocotyle 104

I

indéhiscent 110
Iris 72

J

Jacinthe des bois 70, 72
Jonquille 96
Joubarbe 72

L

Lamier 52, 82
Lamier blanc 80
Laurier 48
lenticelle 66
lentille 8
liber 64
liège 64
Lierre 72
lignine 48
Lilas 39
limbe 36
Lin 46
Lis 96
Lupin 5
Lycopode 71

M

Magnolia 119
Maïs 10, 52
méiose 70
Mélèze 63
Merisier 65
méristème médullaire 34
méristème primaire 10
méristème racinaire 6

méristème reproducteur 76
méristème secondaire 58
mésenchyme 36
micropyle 101
monocotylédones 24
monoïque 82
Monstera 72
mucilage 16

N

Nénuphar 119
nervure 38
nœud 26
Noisetier 82
noix 112, 113
noyau 47, 112
noyau génératif 90
noyau polaire 98
noyau végétatif 90
nucelle 74

O

Oignon 7
oosphères 74
Ophrys 121
Orange 30
Orchidée 132
Orge 106
ornithophilie 132
ovaire 74
ovule 74
Oxalis 72
Oyat 72

P

panicule 121
Pâquerette 73
parenchyme 32
parenchyme amylifère 18, 40
parenchyme chlorophyllien 40
parenchyme lacuneux 36
parenchyme palissadique 36
Pavot 110
Pêche 73, 113
Pépin 112
périanthe 80
péricarpe 110
péricycle 12
périderme 64
pétale 80
pétiole 38
Peuplier tremble 65
Phanérogames 4
phelloderme 64
phellogène 58
phloème 24
phloème secondaire 64
phyllotaxie 26
Pied d'alouette 110
Pin 60
Pin sylvestre 65
Pissenlit 73, 110
pistil 96
pivot 13
placenta axile 98
placenta 96
placentation pariétale 98
plasmalemme 19
Platane 65
poil absorbant 20
poil sécréteur 44
point végétatif 32
Pois 7, 10, 50
pollen 73
pollinisation 102
polycarpique 124
Polypode 70
Pomme de terre 73
Pommier 73
pore germinatif 94
Prune 113
ptéridophytes 70

R

racine 6
racine adventive 13
radicule 104
Raisin 113
Renoncule 72, 119
réticulum endoplasmique 47
rhizoderme 18
rhizosphère 16
Rosier 72

S

sac embryonnaire 98
sclérenchyme 38, 48
sclérocyte 48
Sedum 72
Séquoia 63
Seringat 72
sève brute 50
sève élaborée 50
sève minérale 50
silique 110
sillon germinatif 94
siphonogamie 74
Spermaphytes 4
sporange 71
statice 94
statocyte 16
statolithe 16
stellaire 82
stigmate 71, 96
stomate 43
style 71, 96
suber 64
Sureau 46, 54, 64, 72
suspenseur 104
synergide 98

T

Tabac 76
tétrade 89
Thuya 115
thylakoïde 40
tige 26
Tilleul 62
tonoplaste 47
totipotence 14
trachéide 38
tradescantia 82
trichoblaste 18
tubercule 13
Tulipe 72, 87

V

Vesce 110
Vigne vierge 72
Violette 99

X

xylème 24
xylème secondaire 60

Z

zone d'élongation 15
zone génératrice 58
zygomorphe 82
zygote accessoire 102
zygote principal 102

SCIENCES SUP

9e édition

Jean-Claude Roland
Françoise Roland
Hayat El Maarouf-Bouteau
François Bouteau

ATLAS BIOLOGIE VÉGÉTALE 2. Organisation des plantes à fleurs

Les ouvrages de la série « Atlas » sont abondamment illustrés de photographies en microscopie optique ou électronique et de schémas explicatifs.

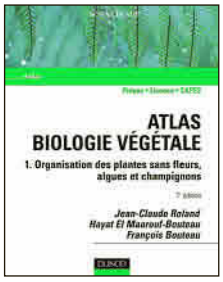
Destinés en priorité aux étudiants de Licence ou préparant des concours (PCEM, classes préparatoires, CAPES, Agrégation), ces ouvrages de référence seront aussi utiles aux enseignants.

Les plantes à fleurs, ou Phanérogames, constituent la majeure partie des peuplements végétaux terrestres actuels. Adaptées au milieu aérien et à ses contraintes, elles comportent des parties différenciées en organes végétatifs ou reproducteurs. Les caractéristiques de ces organes sont mises en évidence à partir d'exemples représentatifs et illustrées, afin de montrer la spécificité et la diversité de ce vaste ensemble biologique.

Cette neuvième édition a été revue et augmentée d'un cahier de **huit pages couleur**.

Contenu : Apex racinaire et rhizogénèse. Différenciation dans la racine. Point végétatif caulinaire. Différenciation dans la feuille et la tige. Tissus primaires. Zone génératrice et tissus secondaires. Reproduction sexuée : tendances évolutives. Mise à fleur. Etamine et pollen. Carpelle et ovule. Embryogenèse et formation de la graine. Fruit. Diversité et sous-ensembles. « Fleur typique » et cas limites. Cycle de développement.

Des mêmes auteurs :



JEAN-CLAUDE ET FRANÇOISE ROLAND
Respectivement ancien professeur et maître de conférences à l'université Pierre-et-Marie-Curie (Paris 6).

HAYAT EL MAAROUF-BOUTEAU
est maître de conférences à l'université Pierre-et-Marie-Curie (Paris 6).

FRANÇOIS BOUTEAU
est maître de conférences à l'université Paris Diderot (Paris 7).

MATHÉMATIQUES
PHYSIQUE
CHIMIE
SCIENCES DE L'INGÉNIEUR
INFORMATIQUE
SCIENCES DE LA VIE
SCIENCES DE LA TERRE

LICENCE MASTER DOCTORAT
1 2 3 4 5 6 7 8

ISBN 978-2-10-053799-0

www.dunod.com

DUNOD